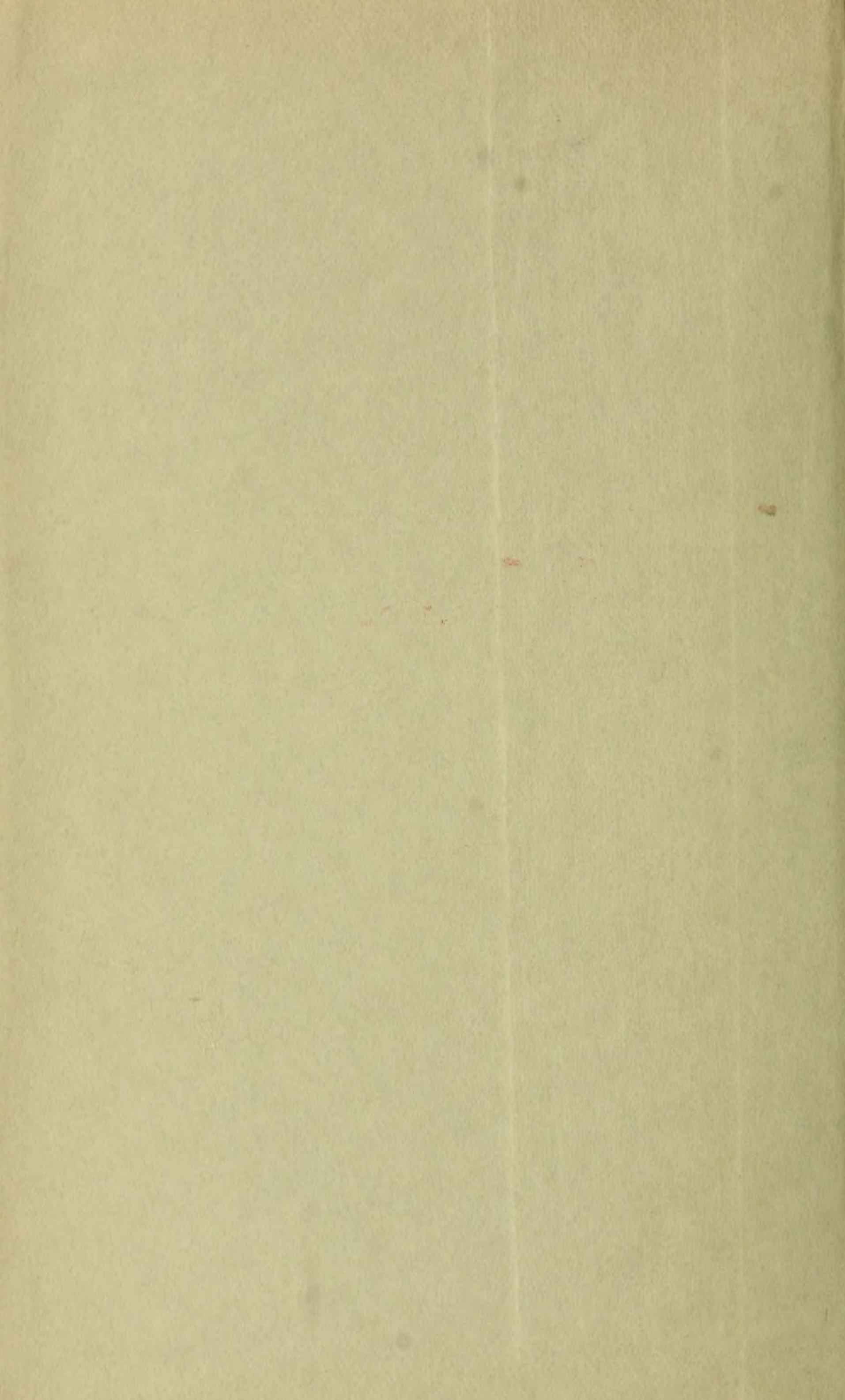
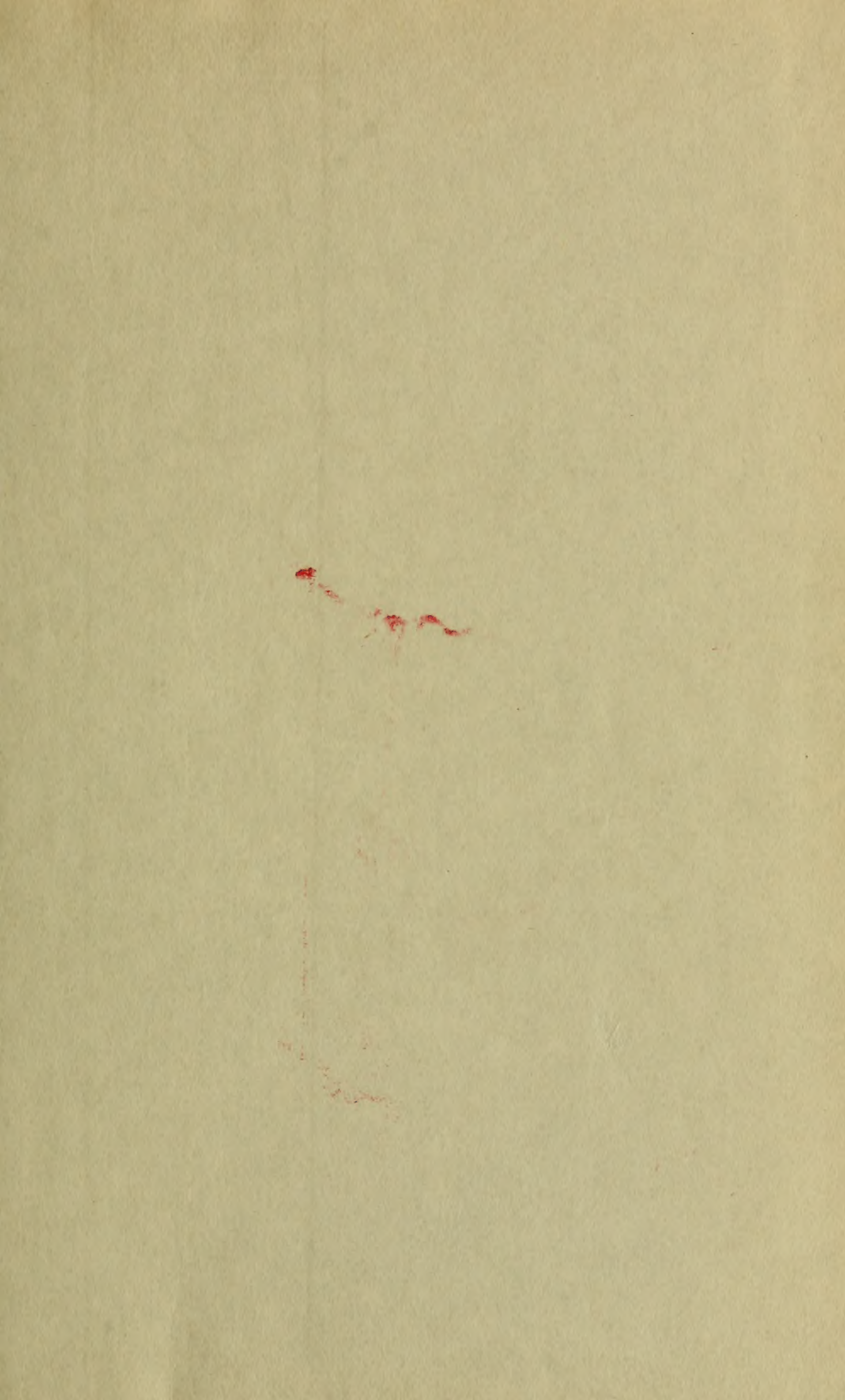
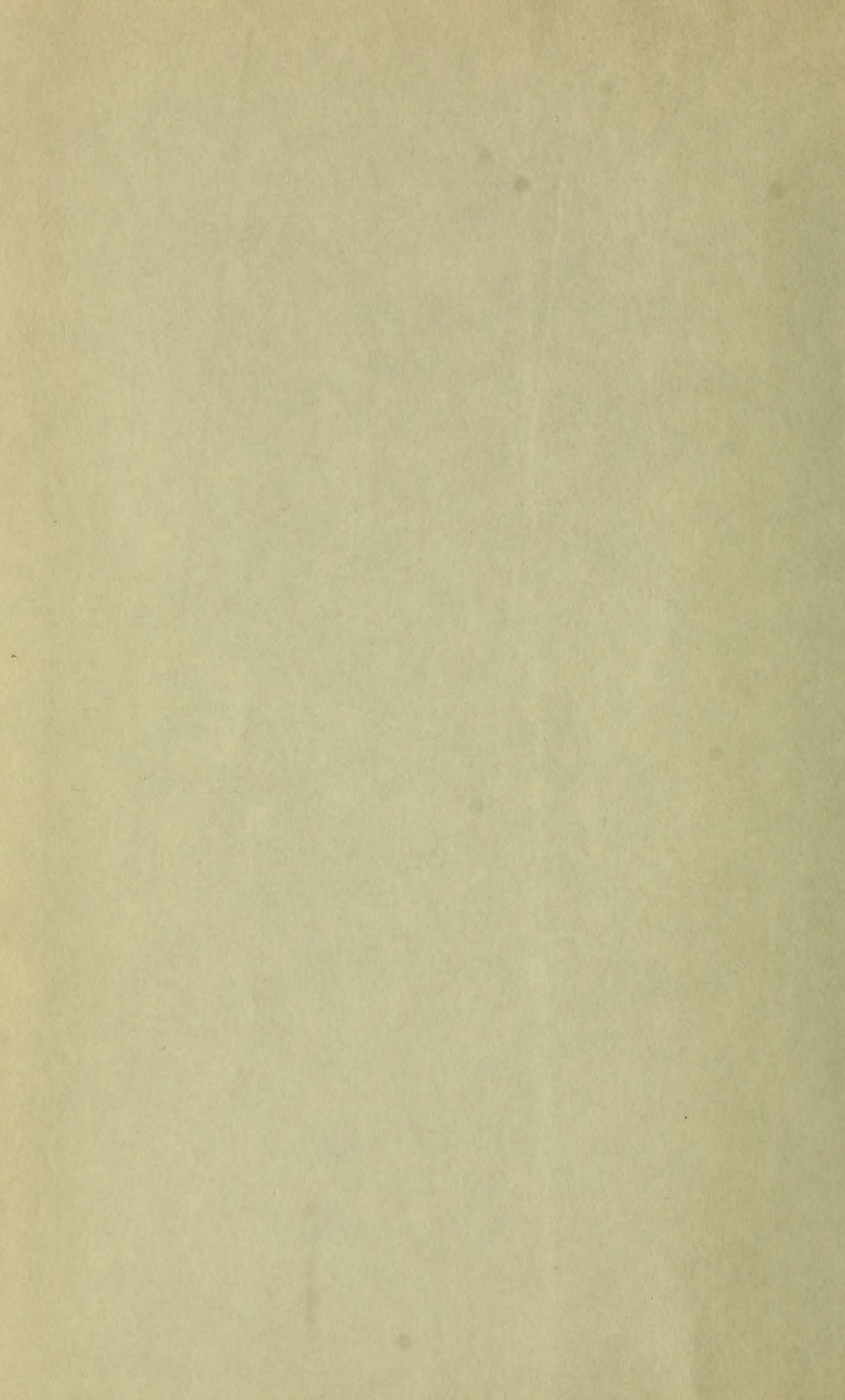












Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena.

Zweiundfünfzigster Band.

Neue Folge: Fünfundvierzigster Band.

Mit 14 Tafeln und 254 Abbildungen im Text.



Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1914.

Inhalt.

Heft 4. Ausgegeben am 3. August 1914.

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT ZU JENA

ZWEIUNDFÜNFZIGSTER BAND

NEUE FOLGE, FÜNFUNDVIERZIGSTER BAND

ERSTES HEFT

MIT 38 FIGUREN IM TEXT UND 2 TAFELN

Inhalt:

PREIS: 12 MARK



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1914

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.
Ausgegeben am 16. April 1914.


REPRODUCTIONEN
FÜR WISSENSCHAFT u. KUNST
Nur erstklassige Ausführung in allen Verfahren.
Spezialität für Beilagen und Werke in
Lichtdruck.
Duplexdruck.
Heliogravüre.
Echt Kupferdruck.
J. B. OBERNETTER in MÜNCHEN
SCHILLER-STRASSE 20.



Beiträge zur Kenntnis der Seitensinnesorgane und Kopfanatomie der Macruriden.

Von

Albert Pfüller.

Mit Tafel I—II und 38 Figuren im Text.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Einleitung.

Die Bearbeiter der Fischfauna früherer Tiefsee-Expeditionen schrieben den Tiefseefischen besondere charakteristische Merkmale zu, welche für die Tiefsee direkt als typisch bezeichnet wurden. Vor allem wird immer wieder auf die Seitenkanäle aufmerksam gemacht, welche dem Schädel in Gestalt riesiger Hohlräume eingelagert sind und ihm zuweilen ein kavernöses Aussehen verleihen. Die darin liegenden, weißen Körperchen erwecken nicht mehr den Eindruck der Sinneshügel gewöhnlicher Fische, und infolge ihres mysteriösen Aussehens wurden sie nicht als Seitenorgane, sondern als Leuchtorgane, ja sogar als elektrische Organe gedeutet. Günther besonders möchte die riesige Erweiterung der Seitensinnesorgane als ein Charakteristikum der Tiefseefische hingestellt wissen, insofern er schreibt (1887, p. XXIV): „In the true deep-sea fishes certain organs are so conspiconsly modified that every one of these fishes may be recognized as a deep-sea fish.“

Meine Aufgabe soll es sein, die Seitensinnesorgane sowie das Nervensystem der Macruriden einer genauen Untersuchung zu unterwerfen. Günther macht an dieser Tiefseefamilie die Beobachtung, daß sie durchweg weite Seitenkanäle besitzt. Die oft über alle Weltmeere verbreiteten Arten der Macruriden rechnet Brauer (1906, p. 344) im Gegensatz zu den bathypelagisch lebenden zu den benthonischen Formen, welche sich dicht über dem Meeresgrunde aufhalten, während erstere unabhängig vom Boden unterhalb der von Chun (1900) festgesetzten „400 m-Grenze“ leben. Dieser Autor (p. 473) nimmt an, daß in warmen Meeren unterhalb

der angegebenen Tiefe „nahezu ausschließlich echte Tiefseeformen auftreten". Nach Brauers Anschauung sollen manche Arten der Macruriden, die Coelorhyncher z. B., direkt über dem Meeresboden leben, andere wieder, rostrumlose Formen, in höhere Schichten aufsteigen. Auf jeden Fall muß ich diese Fische als echte Formen der Tiefsee ansprechen, obwohl einige Arten zuweilen in sehr geringen Tiefen gefangen worden sind.

Material und Methode.

Zu der vorliegenden Untersuchung stellte mir Herr Prof. Chun 10 verschiedene Arten der Macruriden freundlichst zur Verfügung. Sie gehören zu den beiden Gattungen Macrurus und Bathygadus. Die Untergattung Coelorhynchus hat drei Arten aufzuweisen: M. flabellispini, M. parallelus und M. fasciatus, die Untergattung Macrurus vier Arten: M. Petersoni, M. investigatoris, M. semiquincunciatus und M. macrolophus, die Untergattung Malacocephalus eine Art M. laevis, desgleichen die Untergattung Mystaconurus M. cavernosus. Zur zweiten Gattung rechnet sich nur Bathygadus longifilis. Das gesamte Material stammt von der „Deutschen Tiefsee-Expedition Valdivia 1898/99" und war in Formol und Alkohol konserviert.

Obwohl von einigen der zu untersuchenden Arten nur ein Exemplar zur Verfügung stand, so konnte doch eine genaue Darstellung des Kopfkanalsystems aller gegeben werden. Die Untersuchung des Rumpfseitenkanales hingegen bot größere Schwierigkeiten dar, da das Schuppenkleid vieler Fische zuweilen sehr zu wünschen übrig ließ. Ja bei einigen war es nicht möglich, Aufschluß über den Canalis lateralis zu erhalten. Ein sorgfältiges histologisches Studium widmete ich der Kopfanatomie von M. cavernosus. Von dieser Art war mir ein relativ kleines Exemplar von 7,5 cm Länge zur Herstellung einer Schnittserie des Kopfes ausgehändigt worden, welche zu völliger Zufriedenheit glückte. Das Objekt wurde in Zelloidin eingebettet und in Schnitte von 25 μ zerlegt. Als Färbemittel wurde Hämalaun verwandt. Diese Schnittserie gestattete mir nicht nur eine genaue histologische Untersuchung der Seitenkanäle vorzunehmen, sondern auch die Innervierung der einzelnen Sinneshügel und deren Anzahl aufs genaueste festzustellen. Zugleich benutzte ich die Gelegenheit, eine Untersuchung des Gehirns und der übrigen peripheren Nerven

vorzunehmen. Eine genaue Rekonstruktion wurde davon angefertigt. Die weiteren erforderlichen Schnittserien wurden ebenfalls meist mit Hämalaun gefärbt, nur bei der Ergründung des Verlaufes feiner Nervenfasern wurde Hämatoxylin nach Heidenhain verwandt. Schließlich beschäftigte ich mich auch noch mit der Frage nach der Verknöcherung des Kopfskelettes, wobei der Knorpel nach Lundvall (1905) mit Methylgrün gefärbt wurde.

Die unten folgende Betrachtung zerfällt in vier Abschnitte. Sie beginnt mit einer eingehenden Schilderung der Seitenorgane der einzelnen Arten und des zentralen und peripheren Nervensystems von M. cavernosus. Daran schließt sich eine vergleichend anatomische Betrachtung der Macruriden, und der dritte Abschnitt beschäftigt sich mit der Frage nach der Funktion der Seitenorgane der Macruriden. Schließlich folgt als Anhang die Beschreibung eines neuen Organes dieser Fische, eine Art Saugnapf von M. cavernosus und eines in den Seitenkanälen und in der Muskulatur von M. fasciatus aufgefundenen Wurmparasiten.

Historische Übersicht.

Bevor ich an die Darstellung dieser Untersuchungen herantrete, soll erst noch erörtert werden, welche Autoren sich schon mit wissenschaftlichen Studien über Macruriden beschäftigt haben. Als ersten muß ich den italienischen Forscher Supino (1901/02) erwähnen, welcher eine Schilderung einer größeren Zahl Teleostierschädel liefert. In dieser Arbeit gibt er eine ausführliche Beschreibung des Schädels von Macrourus trachyrhynchus. Sehr rasch darnach folgt eine Arbeit von Regan (1903), worin dieser einige Richtigstellungen an der Supinoschen Arbeit vornimmt. Letzterer hat sich in der Bezeichnung der Knochen des erwähnten Macruriden beträchtliche Irrtümer zu Schulden kommen lassen. Durch Regan wurde ich auf eine Arbeit Boulengers (1902) aufmerksam, worin dieser die Macruriden als die Ahnen der Gadiden hinstellt.

Ferner hebe ich diejenigen Arbeiten hervor, welche sich speziell mit den von mir zu untersuchenden 10 Macruriden beschäftigen, sei es, daß sie über deren Vorkommen Mitteilung machen oder in Gestalt größerer systematischer Werke einen kurzen Abriß meiner Macruriden geben. Als solche seien angeführt: Lowe (1843), Lütken (1872), Smitt: Ekström and Sundevall (1892—95) Giglioli (1881, 1882), Johnson (1882), Goode and Bean (1885,

1896), Vaillant (1888), Jordan and Evermann (1896—98), Carus (1889—93), Steindachner (1891), Koehler (1896), Collet (1896), Gilbert and Cramer (1897). Oft handelt es sich bloß um eine kurze Notiz über M. laevis.

Endlich seien diejenigen Werke erwähnt, welche sich speziell mit den Seitenorganen der Macruriden und anderer Tiefseefische befassen. Hierher gehören vor allem Günther (1887), Alcock (1899), Garman (1899), v. Lendenfeld (1906) und Brauer (1906 und 1908). Alle kommen sie auf anatomische wie auf physiologische Fragen der Seitenorgane zu sprechen. Vor allem beschäftigt sich Günther mit ihrer anatomischen Beschaffenheit. Als erster stellt er fest, daß die Hohlräume des Kopfes keine regellosen sind. Er schreibt (1887, p. XXVI): „The arrangement of the cephalic branches is the same as in Teleosteous fishes generally: the rostral branches bifurcate into the frontal and infraorbital and pass into the scapulary branch, which is the commencement of the lateral line and the mandibulary and praeopercular branches are likewise invariable present.“ Jetzt soll zur Lösung der mir gestellten Aufgabe übergegangen und gesehen werden, welche neuen Gesichtspunkte sich bei der Untersuchung meiner 10 Macruriden ergeben.

A. Spezieller Abschnitt.

I. Das Seitenkanalsystem bei den einzelnen Arten.

In diesem Teile soll eine genaue Schilderung der Seitenkanäle der von mir untersuchten Arten gegeben werden. Bei allen konnte der Verlauf der Kopfkanäle festsgestellt werden, wohingegen der Rumpfseitenkanal infolge der Verletzung des Schuppenkleides vielfach gar nicht oder nur mangelhaft erhalten war.

Macrurus (Coelorhynchus) flabellispinis: Alcock.

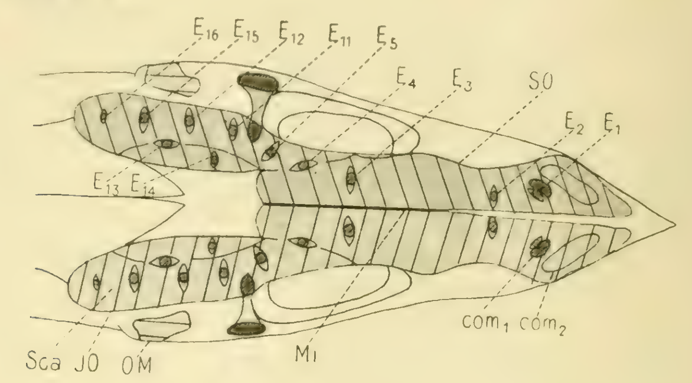
1. Stat. 194. Tr. 614 m. 46 cm.
2. Stat. 194. Tr. 614 m. 1. 11. 29 cm.
3. Stat. 199. Tr. 470 m. 13 cm.

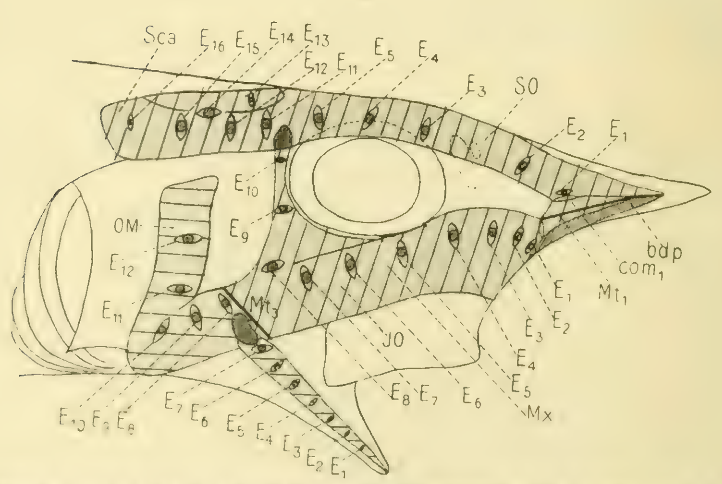
Da von M. flabellispinis ein sehr großes Exemplar vorlag, so wählte ich diese Art aus, um eine besonders eingehende Untersuchung des Kopfkanalsystems der Macruriden vorzunehmen.

Kopfkanalsystem von M. flabellispinis. Wie in der einschlägigen Literatur öfters hervorgehoben wird, stellt das Seitenkanalsystem der Macruriden, desgleichen bei M. flabellispinis im besonderen, riesige Hohlräume dar, welche tief in den Schädel eingelagert sind und von der Epidermis überzogen werden. Die Kanalpartien sind nicht allseitig von Knochen umschlossen, sondern bilden meist eine Art Rinne. Nur hier und da schließt sich der Knochen in Gestalt schmaler Knochenbrücken zum Kanal. Sämtliche Seitenkanäle werden von einer bindegewebigen, hyalinen Haut ausgekleidet, welche den äußeren Kanalhüllen eng anliegt. Diese häutige Röhre bildet den eigentlichen Seitenkanal. In seine Wände finden wir vielfach braunes und silberiges Pigment eingelagert, welch letzteres sicher aus Guaninkristallen besteht. Schließlich sei auf eine ganz merkwürdige, noch nirgends beobachtete Erscheinung aufmerksam gemacht, nämlich auf die in den Seitenkanälen ausgespannten Membranen, welche bei der Beschreibung des Verlaufes der Kanäle noch näher charakterisiert werden sollen.

Was oben von Günther für die Tiefseefische allgemein gesagt worden ist, besitzt auch für M. flabellispinis Gültigkeit. Ich erkenne in der Anordnung der Kanalpartien ein bestimmtes

Prinzip, welches bis zu einem gewissen Grade Ähnlichkeit mit dem MERKELschen Schema (1880, Taf. II, Fig. 6) besitzt. Das Kopfseitenkanalsystem von M. flabellispinis (Textfig. 1) zerfällt in den Supraorbital-, Infraorbital- und Operculo-Mandibularkanal (ALLIS 1889, p. 474).





Textfig. 1. M. flabellispinis. Seitenkanalsystem des Kopfes. $^2/_3$ d. Nat. Gr. *SO* Supraorbitalkanal; *JO* Infraorbitalkanal; *OM* Operculomandibularkanal; *Sca* Skapularabschnitt; *Mx* Maxillarabschnitt; *Mi* Membrana intermedia; Mt_1 Membrana transversa I; Mt_3 Membrana transversa III; com_1 Foramen im Nasale; com_2 Foramen im Nasale durch Mt_1 verschlossen; $E_1 - E_{16}$ Sinneshügel; *bp* Bindegewebspolster unter Mt_1.

Der Supraorbitalkanal (*SO*) nimmt seinen Anfang an der Spitze des Rostrums unter dem Nasale, passiert dieses durch eine schmale Öffnung auf der Mitte dieses flachen Knochens (com_1) und breitet sich dann darüber aus. Er erstreckt sich über das

Frontale nach hinten und mündet auf dem Postrontale in den Infraorbitalkanal (*JO*). Auf dem Frontale wird er von einer schmalen Knochenbrücke überspannt.

Die Länge des gesamten Kanales beträgt 85 mm. Seine Weite variiert außerordentlich. Unter dem Nasale bildet er mit dem vordersten Abschnitt des Infraorbitalkanales (*JO*) eine gemeinsame Kammer, welche sich nach vorn zu konisch verengert. Die beiden Kanalpartien sind aber durch eine horizontal gespannte Memebran, Membrana transversa I (Mt_1), voneinander geschieden. Diese ist von hyaliner, elastischer Konsistenz und 23 mm lang und 11 mm breit. Nach der Spitze des Rostrums zu liegt sie auf einem weichen Bindegewebepolster (*bp*) auf, welches an die Epidermis angeschmiegt ist und so die basale Kanalwand des vordersten Intraorbitalkanals darstellt.

Die im Nasale befindliche Öffnung (com_1) ist von ovaler Gestalt und 5 mm lang und 2 mm breit. Ein bedeutend größeres, weiter vorn gelegenes Foramen des Nasale (com_2) wird durch die verlängerte, fest an den Knochen angeschmiegte eben erwähnte Membran verschlossen. Über dem Nasale erstreckt sich der Supraorbitalkanal bis in die vorderste Spitze des Rostrums, ebenfalls spitz zulaufend, und erreicht auf diesem Knochen eine Weite von 7 mm. Weiter hinten verengert er sich auf dem Frontale auf 4 mm. Der knöcherne Ring besitzt eine Weite von 4 mm. Hinter ihm erweitert sich der Kanal ganz plötzlich auf 12 mm. Die beiden Supraorbitalkanäle liegen sehr dicht nebeneinander und sind auf dem Nasale durch eine Knochenlamelle geschieden, welche sich aber nicht auf das Frontale fortsetzt, sodaß scheinbar eine breite Kommissur zwischen den beiden besteht. In Wirklichkeit sind sie aber durch eine 27 mm lange, hyaline und elastische Membran, Membrana intermedia, voneinander getrennt, welche gewissermaßen die Fortsetzung der Knochenlamelle des Nasale bildet.

Der Infraorbitalkanal (*JO*) beginnt also ebenfalls im Rostrum unter M. transversa I und verläuft dann über den Infraorbitalring, das Postfrontale, Squamosum, die Extrascapula und das Suprascapulare (Bezeichnung nach Allis 1889), um schließlich in den Canalis lateralis überzugehen.

Die Infraorbitalknochen nehmen infolge der starken Erweiterung der Seitenkanäle riesige Dimensionen an. Das Suborbitale 1 besitzt eine Länge von 34 mm, das Suborbitale 2 11 mm, Suborbitale 3 9 mm, Suborbitale 4 20 mm, Suborbitale 5 4 mm, Suborbitale 6 5 mm. Über dem horizontalen Kanalabschnitt, dem

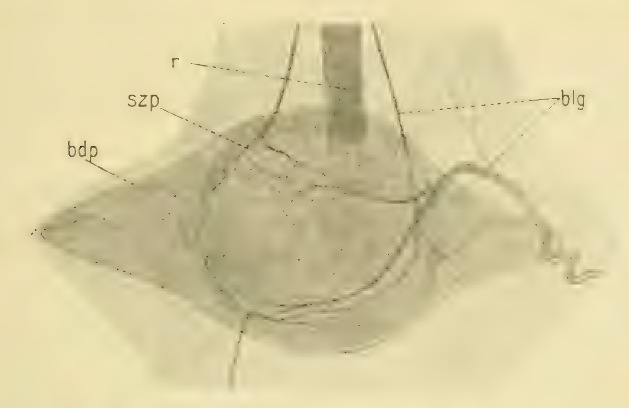
Maxillarkanal (*Mx*), sind mehrere allerdings äußerst zarte Knochenbrücken ausgespannt, welche der darübergelagerten Epidermis besseren Halt verleihen. Eine besonders kräftige derartige Brücke liegt horizontal auf Suborbitale 4, wo der Infraorbitalkanal eine scharfe dorsale Wendung beschreibt. Das Postfrontale ist 11 mm lang und besitzt einen tiefen, seitlichen Einschnitt, in welchen der Infraorbitalkanal eingesenkt ist. Dieser breitet sich dann auf der ganzen Oberfläche des Knochens aus. Das Squamosum hat eine Länge von 26 mm, die Extrascapula von 12 mm und das Suprascapulare 4 mm. Die Weite des Maxillarabschnittes beträgt durchweg 17 mm. Der auf Suborbitale 4 befindliche Knochenring verengt sein Lumen auf 8 mm. Darauf schwillt es plötzlich zu 20 mm Weite an, verengt sich aber wieder allmählich auf Suborbitale 5 bis auf 4 mm, auf Suborbitale 6 bis auf 3 mm. Der Einschnitt auf dem Postfrontale ist 2,5 mm weit. Darüber nimmt der Kanal die Weite von 10 mm an, welche er bis zum Ende annähernd beibehält.

Auf dem Postfrontale mündet, wie schon hervorgehoben, der Supraorbitalkanal in seiner ganzen Weite und ohne jede Scheidewand in den Infraorbitalkanal ein. Das Ende des Maxillarabschnittes berührt aufs innigste den Operculo-mandibularkanal (s. u.). Der dorasle Rand des Scapularkanals (*Sca*), des hintersten Abschnitts des Infraorbitalkanals, wird von einem dünnen Knochenbogen von 9 mm Weite überspannt. Die dadurch gebildete Öffnung setzt sich als ein besonderer Kanalabschnitt fort, der auf der Stelle rostrad umbiegt, sich eng an den Infraorbitalkanal anschmiegt und schließlich dicht vor dem Augenbulbus blind endigt. Seine Weite beträgt zunächst 4 dann 2 mm.

Der Operculo-mandibularkanal (*OM*) beginnt blind geschlossen an der Spitze des Unterkiefers und zieht über Dentale, Articulare nach dem Praeoperculum, mit welchem er durch ein häutiges Kanalstück verbunden ist. Er nimmt die ganze Breite dieses Knochens ein, folgt genau dessen kaudad dann dorsad gerichtetem Verlauf und endet blind am oberen Rande des Knochens 3 mm vom Scapularkanal entfernt. Die Länge des Mandibularkanals beträgt 35 mm. Der horizontale Abschnitt des Opercularkanals ist 30 mm, der vertikale 35 mm lang. Jener trifft mit seinem vorderen Ende in seiner ganzen Breite mit dem aufsteigenden Abschnitt des Infraorbitalkanals zusammen, so daß, äußerlich betrachtet, ein gemeinsamer Kanalraum zu existieren scheint. Die beiden Kanalpartien werden aber durch eine hayline, mem-

branöse Scheidewand, Maembrna transversa III, voneinander getrennt. Der Operculo-mandibularkanal ist vorne äußerst schmal. erweitert sich aber allmählich während seines Verlaufes bis zum Ende des Dentale auf 7 mm. Das häutige Kanalstück, welches den Opercularkanal und den Mandibularkanal zusammen zu einem einheitlichen System gestaltet, besitzt eine Weite von 5 mm.

Verteilung der Sinneshügel. Im gesamten Kanalsystem jeder Kopfseite sind 33 Sinneshügel enthalten, wovon 5 auf den Supraorbitalkanal, 16 auf den gesamten Infraorbitalkanal und 12 auf den Operculo-mandibularkanal entfallen. Sie sind mit



Textfig. 2. M. flabellispinis. Sinneshügel des Kopfes. Vergr. 10fach. *szp* Sinneszellenpolster; *bdp* Bindegewebspolster; *n* Nerv; *blg* Blutgefäß.

bloßem Auge deutlich sichtbar und erscheinen als weiße, länglich gestaltete Körperchen (Textfig. 2). Auf der Mitte zeigen sie eine kreisförmige Erhebung, welche hier als Sinneszellenpolster bezeichnet werden soll. Die Größe der Sinneshügel ist in den einzelnen Kanalpartien sehr verschieden. Die meisten sind mit ihrer Längsachse quer zur Richtung des Kanals gestellt. Dort aber, wo eine Krümmung des Seitenkanals stattfindet, liegen die Sinneshügel schief zueinander.

Im Supraorbitalkanal liegt das erste Nervenendorgan E_1 (Textfig. 1) auf dem Nasale, ganz dicht an dem Foramen, welches in die oben geschilderte Membrankammer führt. Der zweite Sinneshügel E_2 liegt ebenfalls auf dem Nasale; und zwar befindet er sich mit seiner Basis seitlich an der Trennungslamelle der beiden Supraorbitalkanäle und ist senkrecht zu ihrer Basalwand gestellt.

Die drei übrigen Sinneshügel E_3, E_4 und E_5 kommen auf das Frontale zu liegen.

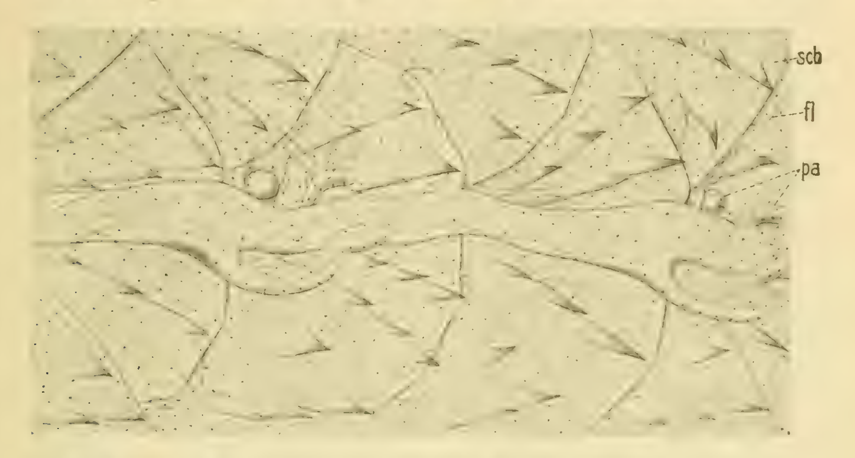
Die Nervenendhügel E_1 bis E_5 des Infraorbitalkanals liegen auf einem einzigen Knochen, dem Suborbitale 1. Die ersten drei E_1 bis E_3 befinden sich dicht beieinander und sind infolge des gebogenen Verlaufs des Kanals gegen die Vertikale geneigt. Das fünfte Nervenendorgan liegt genau unter der Mitte des Bulbus oculi. Auf die übrigen Suborbitalia kommt je ein Sinneshügel zu liegen. Bei der Kurve, welche der Infraorbitalkanal nach oben beschreibt, ändern auch die einzelnen Nervenendhügel ihre Achsenstellung, so daß schließlich E_9 auf Suborbitale 5 und E_{10} auf Suborbitale 6 horizontal gerichtet erscheinen. Auf das Postfrontale kommt kein Nervenendhügel zu liegen, auf das Squamosum nur E_{11}, die Extrascapula E_{12} bis E_{15}; das Suprascapulare trägt E_{16}. Die Sinneshügel E_{13} und E_{14} befinden sich in dem dorso-rostrad gerichteten Seitenast des Scapularkanals.

Der Mandibularkanal enthält 7 Nervenendorgane, wovon 6 auf dem Dentale liegen. Von den 5 Sinneshügeln des Opercularkanals entfallen 3 auf den horizontalen und 2 auf den vertikalen Abschnitt.

Was die Größe der Sinneshügel anlangt, so liegen die umfangreichsten im Maxillar- und im Scapularkanal. An E_{11}, welches bei M. flabellispinis eine Länge von 7 mm besitzt, stellte ich bei allen Macruriden Messungen zum Zwecke eines Vergleichs an. Die geringste Länge zeigen Sinneshügel E_1 und E_2 des Mandibularkanals, ebenso E_{14} des dorsalen Seitenzweiges des Scapularkanals. Sehr klein sind außerdem Nervenendhügel E_9 und E_{10} des Infraorbitalkanals und E_{10} des Scapularkanals.

Ausführöffnungen der Kopfkanäle konnte ich makroskopisch weder bei M. flabellispinis, noch bei allen anderen Macruriden nachweisen, was umso auffallender ist, als Günther 1887 an einigen Macrurusarten Öffnungen auf den Seitenkanälen einzeichnet, welche verhältnismäßig groß sind und mit bloßem Auge deutlich sichtbar sein müssen. Als solche Macruriden seien angeführt: M. leptolepis (Taf. XXXI), M. serrulatus (Taf. XXX), M. longifilis (Taf. XXXV), M. liocephalus (Taf. XXXVIII). Erst auf Grund histologischer Untersuchungen an Mystac. cavernosus (s. u.) war es möglich, in dieser Frage einigermaßen Klärung zu schaffen (s. u.).

Der Rumpfseitenkanal. Der Übergang vom Scapularkanal in den Canalis lateralis ist gänzlich unvermittelt. Die Größenverhältnisse beider stehen in keinem Verhältnis zueinander. Der letztere besitzt nur eine Weite von ungefähr 1 mm, die Weite nimmt aber nach hinten zu allmählich ab. Der Rumpfkanal verläuft etwa bis in die Mitte des gesamten Fisches auf der dorsalen Körperhälfte, wendet sich dann ventralwärts und erstreckt sich schließlich geradlinig auf der Unterseite des Rumpfes nach hinten. Mit Alcock (1889, p. 108) konstatiere ich „4½ Schuppenreihen zwischen dem letzten Strahl der ersten Rückenflosse und der Seitenlinie". Ferner ist der Canalis lateralis bei kleineren Exemplaren viel weniger weit über den Rumpf entwickelt, als bei dem mir vorliegenden 45 cm langen Fisch. Vor allem mußte auffallen,



Textfig. 3. M. flabellispinis. Rumpfseitenkanal. Vergr. 12fach. *pa* Papillen, *fl* Filamente; *sch* Schuppe.

daß er sich bei dem 13 cm großen M. flabellispinis nur wenige Millimeter weit verfolgen ließ.

Die gesamte Epidermis ist von unzähligen, in regelmäßigen Reihen angeordneten Pigmentkörperchen übersät, welche dem Fisch die braune Farbe verleihen. Auf den beiden Rändern des Canalis lateralis häufen sie sich außerordentlich; die mittlere Partie dagegen ist fast völlig frei von ihnen, so daß sie sich als weiße Linie charakteristisch heraushebt (Fig. 3).

Die Ausführkanälchen. Diese Pigmentierung setzt sich in der eben geschilderten Weise auch auf die Ausführkanälchen des Seitenkanals fort, welche sein Inneres mit dem den Fisch um-

gebenden Medium in Verbindung setzen. Ich finde bei M. flabellispinis keine einfachen Öffnungen in der Kanalwand vor, sondern „papillenförmige Röhrchen" (Leydig 1897, p. 36), welche den Rumpfkanal in ventraler Richtung verlassen. In gleicher Weise wie ihre Mittelregion ist auch ihr äußerstes Ende völlig pigmentfrei, sodaß sich dieses leicht der Beobachtung entzieht. Die Ausführkanälchen der vorderen Region des Canalis lateralis sind besser entwickelt und etwas anders gestaltet, wie die des hinteren Seitenkanals. Jedenfalls sind aber beide schwer als solche zu erkennen, vor allem deshalb, weil auch noch andere Anhangsgebilde dem Seitenkanal aufsitzen (s. u.). So hielt ich die Ausführkanälchen des vorderen Canalis lateralis zunächst für undefinierbare Lappen, und erst eine später vorgenommene histologische Untersuchung gewährte mir Aufschluß über ihre wahre Bedeutung.

Sie sind bedeutend größer als die weiter hinten befindlichen Ausführkanälchen und ragen weit über den Rand der Schuppe hinaus. Es muß auffallen, daß dieser Endabschnitt sehr stark rückwärts gebogen ist, sodaß er geradezu parallel zum Canalis lateralis nach hinten verlaufen kann, ja die äußerste Spitze erscheint vielfach sogar auf den Seitenkanal zugekrümmt. Die Länge eines solchen vorderen Kanälchens beträgt 1,34 mm, die Breite 0,25 mm.

Die Größe der Ausführkanälchen des hinteren Canalis lateralis reduziert sich auf die Hälfte. Diese liefern uns ein ganz anderes Bild, insofern sie weit kürzer sind und deshalb nur um ein Minimum über den Rand der Schuppe hinausragen. Dies ist auch das einzige Moment, was sie mich, allerdings nur bei sehr scharfem Hinsehen, von den gleichgelagerten Dornenreihen der Schuppen („spinelets" Alcocks 1897) unterscheiden läßt, welche zu beiden Seiten des Rampfkanals stehen (Textfig. 3).

Auf jeder gewöhnlichen Schuppe sind ohne Mühe fünf solcher Reihen zu erkennen, welche nach deren hinterem Rande zu konvergieren und ihr ein fächerförmiges (flabellum) Aussehen verleihen. Auf jenen Schuppen, auf welchen sich der Seitenkanal erstreckt, verschwindet die mittlere, und auf denen, worauf sich ein Ausfuhrporus befindet, fehlt die dem Seitenkanal nächstgelegene, sich nach hinten unten erstreckende Dornenreihe, deren Platz letzterer eingenommen hat.

Alle Ausführkanälchen liegen ausnahmslos ventral und sind nach unten, hinten gerichtet. Sie zweigen sich stets da vom Canalis lateralis ab, wo dieser sich nach hinten zu über den Rand einer Schuppe hinaus erstreckt und auf die nächstfolgende hinab-

steigt. Was die Lage betrifft, so sind sie durchweg genau regelmäßig angeordnet, aber erst auf jede zweite Schuppe kommt ein Ausfuhrporus.

Trotzdem scheint die Metamerie des Rumpfes gewahrt zu sein; denn die Länge von 5 Wirbeln stimmte mit der Länge von 10 Schuppen überein. Auf ein Segment entfallen demnach regelmäßig eine Schuppe ohne und eine mit Ausführporus. An dem 13 cm großen Exemplar konnten makroskopisch keinerlei Ausführöffnungen wahrgenommen werden.

Papillen. Ebenso wie auf der Haut des Kopfes finden sich auch am Rumpf zahllose Papillen (Leydig 1894, p. 6), auf welchen freie Nervenendorgane, von Leydig (p. 84) „Becherorgane", von Maurer (1895, p. 75) „Endknospen" und hier stets Sinnesknospen (Merkel 1880, p. 9) genannt, zu liegen kommen (siehe histol. Abschn.). Auffälligerweise sind sie am Rumpfkanal ganz regelmäßig angeordnet. Sie sitzen am Rande des Canalis lateralis, und zwar besteht ein regelmäßiger Wechsel zwischen einer Schuppe mit drei Papillen und einer solchen mit einem Ausführporus des Canalis lateralis.

Zwei Papillen befinden sich am dorsalen und eine am ventralen Rand des Rumpfseitenkanals. Fast macht es den Eindruck, als ob sie in den drei Richtungen des Raumes angeordnet wären. Fasse ich die Stellung der drei Papillen bei natürlicher Lage des Fisches näher ins Auge, so konstatiere ich, daß die beiden dorsal befindlichen in der Horizontalebene liegen und rechtwinkelig zueinander stehen. Die vordere steht senkrecht zur Oberfläche des Fisches, die hintere ist parallel zur Verlaufsrichtung des Canalis lateralis gelagert. Die ventrale Papille endlich zeigt das Bestreben, sich quer über den Seitenkanal nach oben zu erstrecken, also die dritte Richtung des Raumes einzunehmen.

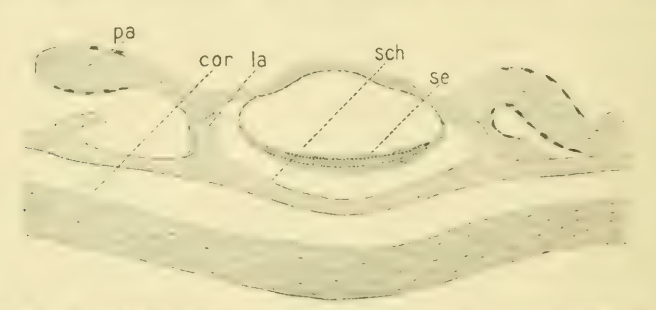
Auf diesen Papillen und der gesamten Epidermis des vorliegenden großen Exemplares von M. flabellispinis ließen sich zahlreiche fadenförmige Gebilde wahrnehmen, welche aber erst in dem sogleich folgenden histologischen Abschnitt beschrieben werden sollen.

Histologischer Abschnitt. Einige wohlgelungene Schnittserien gaben mir über die histologischen Verhältnisse des Canalis lateralis von M. flabellispinis Auskunft. Die Schnitte besaßen eine Dicke von 10 μ und waren teils mit Hämalaun, teils mit Hämatoxylin-Eisenalaun gefärbt. Letztere Methode

wurde immer dort angewandt, wo es galt, feinste Nervenzweige zu verfolgen.

Der Rumpfseitenkanal von M. flabellispinis stellt eine kontinuierliche, über den Schuppen verlaufende Röhre dar (Textfig. 4 u. 5). Er erstreckt sich nicht in gerader Richtung, sondern besitzt einen wellenförmigen Verlauf, was dadurch bedingt wird, daß der Canalis lateralis, infolge der dachziegelförmigen Struktur des Schuppenkleides, bei seinem Verlauf von hinten nach vorne von Schuppe zu Schuppe emporsteigen muß. Dabei zeigen ihm die von ihm berührten Schuppen ein gewisses Entgegenkommen, indem sie einen halbkreisförmigen Ausschnitt tragen, in den der Seitenkanal verlagert ist. Hierdurch soll offenbar erreicht werden, daß sich letzterer nach Möglichkeit an den Körper des Fisches anschmiegen kann.

Der eigentliche Rumpfseitenkanal stellt, wie dies bei anderen Fischen auch geschildert wird (Leydig 1852, p. 40, Bodenstein

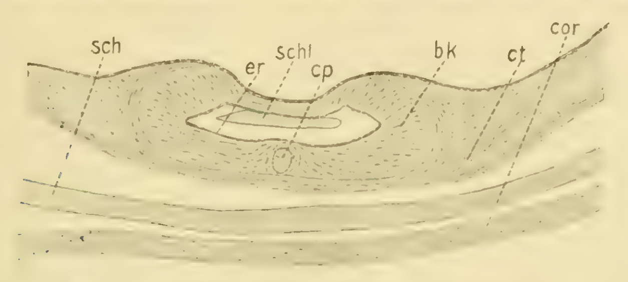


Textfig. 4. M. flabellispinis. Querschnitt des Rumpfseitenkanals. Vergr. 45fach. *pa* Papillen; *sch* Schuppe; *se* Sinneshügel; *cor* Corium; *la* Schuppenlamelle.

1882, p. 13), ein epitheliales Rohr dar, welches aus Plattenzellen besteht, und die Nervenendhügel enthält. Zum Schutz wird es von einer Hülse umgeben, welche regelmäßig wechselnd von Knochenmaterial, an anderen Stellen dagegen von knorpelig-bindegewebiger Substanz gebildet wird. Der knöcherne Teil stellt stets eine Rinne dar, welche von der Epidermis überdeckt wird und bildet den Kanalabschnitt, welcher auf die Schuppe zu liegen kommt. Er entsteht so, daß sich deren zentraler Teil nach unten wölbt und zu beiden Seiten der dadurch entstehenden Rinne dünne Knochenlamellen herauswachsen. Die Knorpelsubstanz hingegen bildet den Seitenkanal zwischen den Schuppen und stellt eine vollkommene Röhre dar.

Es erscheint ganz natürlich, daß der Canalis lateralis an den Stellen, wo er von Schuppe zu Schuppe übergeht, nicht aus der starren Knochensubstanz bestehen kann, sondern aus „bindegewebigem Knorpel" (Bodenstein 1882, p. 13), welcher dem ganzen Gefüge die erforderliche Elastizität verleihen soll. Daß dieses Gewebe nur aus diesem Grunde ausgebildet ist, bestätigt die Beobachtung am konservierten Tier: da wird es, spröde geworden, bei derbem Anfassen leicht zerstört.

Ferner ist die Weite des Rumpfseitenkanals außerordentlich verschieden, was ganz entschieden mit dem wechselnden Material in Zusammenhang steht. Sicherlich muß an den Stellen, wo der Kanal weich und elastisch ist, viel Baumaterial abgesetzt sein, während da, wo er aus harter Substanz besteht, eine dünne Kanalwand genügend Festigkeit verleiht. So ergibt sich über der Schuppe



Textfig. 5. M. flabellispinis. Rumpfkanal quer. Vergr. 60fach. *er* Epitheliales Rohr; *bk* bindegewebiger Knorpel; *ct* Cutis; *cor* Corium; *sch* Schuppe; *cp* Canalis parallelus; *schl* Schleimsubstanz.

eine innere Breite von 0,69 mm, dagegen beträgt diejenige des benachbarten knorpeligen Kanalabschnittes bloß 0,45 mm, was also eine Differenz von 0,24 mm bedeutet. Würde ich den Canalis lateralis von M. flabellispinis mit Wachs ausgießen, so würde der Ausguß wie ein Rosenkranz gestaltet sein.

Das epitheliale Rohr des Seitenkanals liegt diesem im knorpeligen Abschnitt unmittelbar an, nicht aber dort, wo der Kanal aus Schuppensubstanz gebildet wird. Alveoläres, schwach sichtbares Bindegewebe dient gewissermaßen als Grenzsubstanz zwischen fester Kanalwand und häutigem Kanal. Bodenstein (1882, p. 13) findet letzteres bei Cottus gobio als für den ganzen Seitenkanal gültig.

Dasselbe, was ich oben für die Ausführkanälchen feststellte, gilt auch für die in dem häutigen Rohr des Canalis lateralis liegenden Nervenendorgane. Erst auf jede zweite Schuppe kommt ein

Sinneshügel. Ein solcher scheint in seiner Funktion mit einem Ausführporus aufs engste verknüpft zu sein, da sich beide stets dicht nebeneinander befinden. Die Sinneshügel des Rumpfkanals liegen ebenso wie diejenigen des Kopfes mit ihrer Längsachse quer zur Richtung des Kanals. Die Länge eines solchen beträgt 0,6, die Breite 0,5 und die Höhe 0,07 mm. Auf die feineren histologischen Verhältnisse soll bei anderen Arten eingegangen werden.

In den Ausfuhrkanälchen legt sich das epitheliale Gewebe deren Wand eng an, reicht aber nicht bis ans Ende der Röhrchen, was Bodenstein (l. c. p. 13) von Cottus gobio im Gegensatz zu meinem Befund behauptet. Sie zeigen durchweg die Struktur des „bindegewebigen Knorpels", derselben Kanalsubstanz, wovon sie sich abzweigen.

Canalis parallelus. Auf eine ganz neue und sonderbare Erscheinung, welche sich am Seitenkanal von M. flabellispinis und anderen Macruriden zeigte, soll noch hingewiesen sein (Textfig. 5). Auf Querschnitten des knorpeligen Kanalabschnittes finde ich mitten unter dem Lumen des Canalis lateralis den Querschnitt eines äußerst schmalen Kanälchens, welches parallel zu diesem gerichtet ist und dem ich daher den Namen Canalis parallelus beilegen will. Nach beiden Richtungen endigt es blind im Gewebe der Seitenkanalwand, indem es sich nach seinen Enden hin äußerst fein auszieht. Nach der Mitte zu wächst sein Lumen, ebenso auch die Wand des Canalis lateralis, in der es verläuft. Die Mitte dieses Canalis parallelus steht schließlich in Kommunikation mit dem Rumpfseitenkanal. Bei einer anderen Schuppe liegt über dem Kanälchen erst noch eine kesselartige Erweiterung, welche mit dem Canalis lateralis kommuniziert. Die Wand dieses Canalis parallelus ist von zahlreichen Zellkernen erfüllt, von welchen aus faserige Gebilde regellos in den Kanalraum hineinragen, die vielleicht die Überreste einer von den Wandzellen ausgeschiedenen schleimigen Substanz darstellen. Die Länge eines gesamten Kanälchens ist 0,6 mm, sein größter Durchmesser an der Einmündung in den Canalis lateralis beträgt 0,08 mm.

Die schon erwähnten Papillen zeigen bindegewebige Struktur. Sie sind von einem kräftigen Nervenstämmchen durchzogen, welches sich öfter gabelt und seine Zweige bis an die Peripherie der Papille entsendet. Die bei anderen Arten vorgefundenen

Sinnesknospen waren aber nicht darauf erhalten, dagegen entdeckte ich auf ihnen ganz fremdartig gestaltete Gebilde.

Filamente. Auf diesen Hauptpapillen, außerdem über den ganzen Rumpf zerstreut, finden sich bei M. flabellispinis seltsame Fädchen von sehr geringer Länge. Bei scharfem Hinsehen sind sie mit bloßem Auge gerade noch zu bemerken. Oft weisen sie an ihrem Ende eine Gabelung auf. Ebenso wie die Epidermis sind auch sie von braunem Pigment durchsetzt. Ganz ähnliche Gebilde beobachtet Collinge (1895) an Labeo: „From the sides of the walls of each cavity there arise a series of sensory filaments (Pl. XIX, figs. 8 and 9) into which a fine branch of a nerve passes." Leydig (1894, p. 8) beschreibt ebenfalls derartige Gebilde, „Cirrhen" oder zerfaserte Barteln, und stellt fest, daß diese nicht von Nerven durchzogen werden, demnach auch nicht als Sinnesorgane aufzufassen sind, „sondern sowie morphologisch, so auch physiologisch eher den Endausbreitungen des Gefäßapparates dienen und wohl durch An- und Abschwellung dem Organismus nützlich sein mögen. Ich erinnere hierbei auch an meine Untersuchungen an indischen Cyprinoiden, allwo papillen- und blattartige Bildungen vorkommen." Auch p. 32 liefert Leydig eine eingehende Beschreibung solcher Papillen an Malapterurus electricus und äußert sich dort in gleicher Weise.

Vielfach lassen sich Nervenfasern bis an den Rand der Papillen, auf denen oft Filamente stehen, verfolgen, an welchen dann aber nichts von Nervenendorganen zu erblicken ist. Es ist nicht ausgeschlossen, daß sie sich in diese Cirren hinein fortsetzten, die aber abgerissen waren. Von ihnen wurden Schnitte von 5 μ Dicke hergestellt und mit Hämatoxylin nach Heidenhain gefärbt. Es ließen sich aber infolge mangelhafter Konservierung keine histologischen Feinheiten daran erkennen. Nun stehen sich Leydig und Collinge in ihren Meinungen über diese fadenförmigen Gebilde konträr gegenüber. Leider ist mir nicht vergönnt, in der vorliegenden Frage ein entscheidendes Wort zu sprechen (Fig. 3).

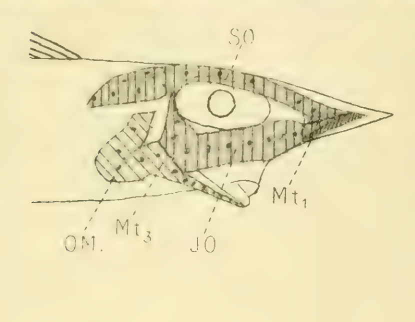
Macrurus (Coelorhynchus) parallelus; Günther.

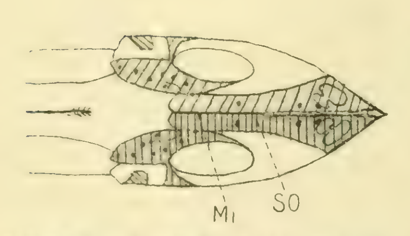
1. Stat. 83.	Tr. 907 m.	17. X.	Länge 145 mm.
2. Stat. 83.	Tr. 987 m.		Länge 180 mm.
3. Stat. 83.	Tr. 981 m.		Länge 120 mm.

Dieser Macrurusart widmet GÜNTHER (1887, p. 125) eine eingehende Schilderung.

Kopfseitenorgane. Die Seitenkanäle des Kopfes schließen sich in bezug auf Anordnung und Verlauf, sodann Anzahl der Sinneshügel völlig an M. flabellispinis an. Die dort geschilderten Membranen treten an genau denselben Stellen auf, sind aber bei dem vorliegenden, kleinen Exemplar äußerst elastisch und glasig hell, so daß sie der Beobachtung leicht entgehen können. In den Kanälen finde ich wiederum Pigment vor (Fig. 6).

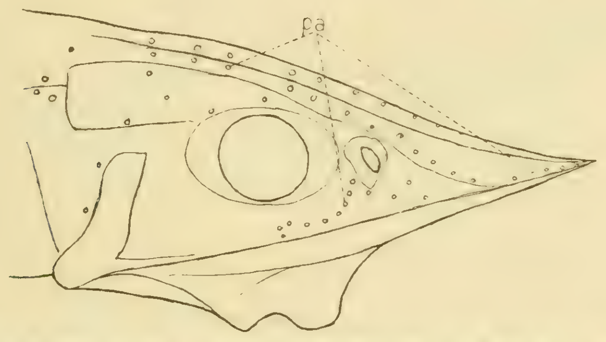
Auch hier konnte ich makroskopisch nicht eine Spur eines Ausführporus entdecken, jedoch sehe ich mich veranlaßt, hierzu eine Bemerkung GÜNTHERS (1887, p. 126) zu berichtigen. Er schreibt: „The course of the muciferous channels on the snout and other parts of the head can be easily traced by series of very small and short black tubules, by which the mucous secretion is discharged, and which are particularly numerous on the lower part of the snout." GÜNTHER bezeichnet demnach die schwarzen Körperchen, welche der Epidermis des Kopfes in großer Zahl aufsitzen, aber nur an großen Exemplaren — ca. 50 cm — sichtbar sind, als Ausführkanälchen der Kopfseitenorgane (Textfig. 7). Allerdings sitzen diese Körperchen, zuweilen in Reihen angeordnet, direkt über den Seitenkanalhohlräumen und zeigen bei flüchtiger Betrachtung die Form von Kanälchen. Diesen Eindruck ruft die am Ende vorhandene, leichte Einstülpung, außerdem eine sie untereinander verbindende, weiße Linie hervor, welche gerade in jene hineinzuliegen kommt. Durch die dadurch zufälligerweise entstehende Lichtwirkung wird eine Röhrchenform vorgetäuscht.





Textfig. 6. M. parallelus. Nat. Gr. *SO* Supraorbitalkanal; *JO* Infraorbitalkanal; *OM* Operculomandibularkanal; Mt_1 Membrana transversa I; Mt_3 Membrana transversa III; *Mi* M. intermedia.

Für den ersten Moment war ich daher der gleichen Meinung wie GÜNTHER, bei der Betrachtung mit der Lupe aber erkannte man sogleich, daß es sich um massive Gebilde handelt, welche die größte Ähnlichkeit mit den bei M. flabellispinis vorgefundenen Hautpapillen besitzen. Dort wurden sie aber von GÜNTHER nicht bemerkt, weil sie sich bei diesem Macruriden wegen seiner dunklen Hautfarbe nicht so charakteristisch herausheben. Auf Schnitten betrachtet, erkennt man schließlich deutlich die Identität der Gebilde bei beiden Macruriden. Der Gedanke, daß sie bei M. parallelus Ausführporen seien, mußte auch falsch erscheinen, weil ihre Zahl im Verhältnis zu der der Sinneshügel viel zu groß wäre.



Textfig. 7. M. parallelus. Cutispapillen des Kopfes. $^{2}/_{3}$ d. Nat. Gr. *pa* Papillen.

Wahrscheinlich sind diese Hautpapillen Träger von Sinnesknospen, die indessen nicht mehr wahrnehmbar waren.

Rumpfseitenkanal. GÜNTHER (l. c., p. 125) gibt „five scales in a transversal series between the first dorsal and lateral line.“ Da der Canalis lateralis aber eine Schuppe halbiert, so muß ich 5½ Schuppenreihen rechnen. Dieser ist bei den kleinen Exemplaren wiederum von auffallender Kürze. Schon verhältnismäßig weiter über den Rumpf erstreckt er sich bei 18 cm großen M. parallelus. Die gegen 40 cm langen Exemplare hatten leider alle drei ihr Integument größtenteils eingebüßt. Der Anfang der Rumpfseitenlinie dicht hinter dem Kopfe läßt aber jedenfalls auf eine beträchtliche Länge über den ganzen Rumpf hinweg schließen.

Der Verlauf des Canalis lateralis ist ganz ähnlich wie bei M. flabellispinis. Er bildet die Fortsetzung des Scapularkanals und begibt sich in sanft geschwungener Kurve an die untere

Rumpfseite. Der Kanal stellt ein kontinuierliches Röhrensystem dar. In dem 12 cm großen Fisch habe ich aber noch ein junges Entwicklungsstadium vor mir. Er besteht nur aus häutigem Gewebe und von „bindegewebigem Knorpel“ ist noch nichts zu sehen. Der bei M. flabellispinis aufgefundene Canalis parallelus fehlt natürlich, da er in diesen Knorpel hineinzuliegen kommt.

Trotz des eifrigsten Suchens gelang es nicht, an dem 12 cm großen Exemplar Ausführkanälchen zu entdecken. Wahrscheinlich bewerkstelligen feine Öffnungen in der Kanalwand die Kommunikation mit dem umgebenden Medium. Daran setzen sich dann später feine Röhrchen an, welche ich schon bei einem 13 cm langen Exemplar vorfinde.

Die Seitenkanälchen verlassen den Canalis lateralis ebenfalls wie bei M. flabellispinis in ventraler Richtung und sind leicht zurückgebogen. Ebenfalls kommen sie nur auf jede zweite Schuppe zu liegen. Der Rumpfkanal besitzt eine Breite von 0,28 mm, einen Querdurchmesser von 0,17 mm und eine lichte Höhe von 0,05 mm.

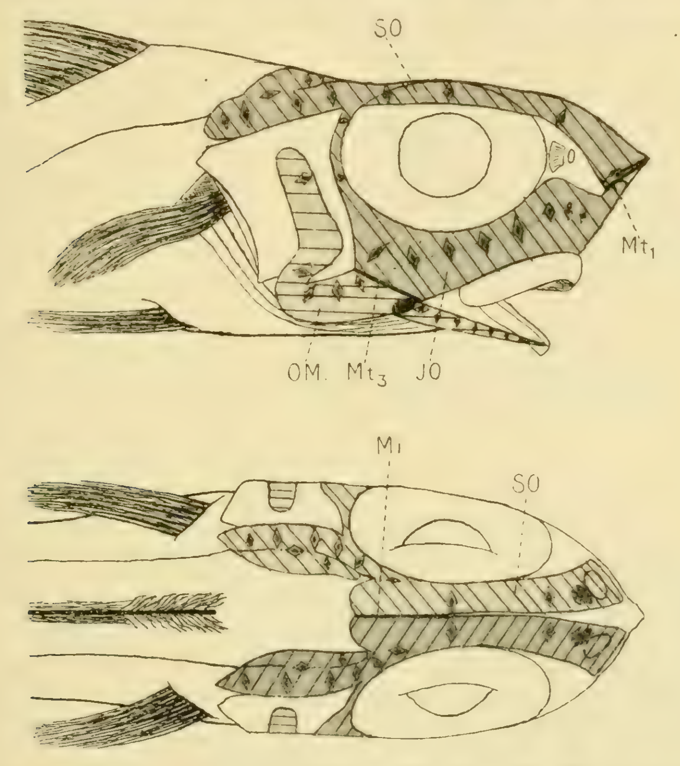
Macrurus (Coelorhynchus) fasciatus: Günther.

Stat. 92. Tr. 178 m. 26. X. 19. cm.

Das Kopfkanalsystem dieses Macruriden stimmt mit dem von M. flabellispinis ebenfalls völlig überein. Die Membranen sind an genau denselben Stellen zur Entwicklung gelangt, desgleichen konstatiere ich 33 Sinneshügel auf jeder Seite des Kopfes. Die Region des Rostrums ist bedeutend verkürzt. Der Boden der Kanäle ist silberglänzend und von braunem Pigment erfüllt. Die Sinneshügel der Kopfkanäle besitzen genau dieselbe Gestalt mit dem runden Sinneszellenpolster wie bei M. flabellispinis (Fig. 8).

Der Rumpfseitenkanal schließt sich in seiner Beschaffenheit ebenfalls eng an M. flabellispinis an. Ebenso wie Günther (l. c., p. 129) zähle ich vier Schuppenreihen zwischen erster Rückenflosse und Seitenkanal. Der Canalis lateralis ist bei dem vorliegenden Exemplar gut entwickelt und deutlich wahrnehmbar. Die Ausführkanälchen sind durchweg ventral gerichtet und nach hinten zurückgebogen. Wieder kommen sie auf jede zweite Schuppe zu liegen.

Histologischer Abschnitt. Durch den Seitenkanal von M. fasciatus wurde eine Schnittserie hergestellt, welche ausgezeichnete Bilder lieferte. Vor allen Dingen war das Gewebe ausnahmsweise vorzüglich erhalten. Die Schnitte waren 10 μ dick und wurden mit Hämalaun gefärbt. Im Prinzip besitzt der Canalis lateralis dieselbe Beschaffenheit wie bei M. flabellispinis. Er stellt ein häutiges Rohr dar, welches von festem, wechselndem Material umscheidet wird (Fig. 9). Endlich finde ich Schleimzellen

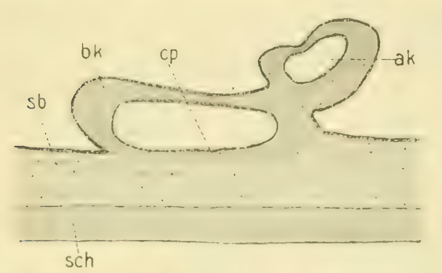


Textfig. 8. M. fasciatus. Kopfkanäle. Nat. Gr. *Mt*$_1$ Membrana transversa I; *Mt*$_3$ Membrana transversa III; *Mi* Membrana intermedia.

vor, welche auf der Innenseite des epithelialen Kanalrohres liegen. Leydig (l. c., p. 118) schreibt hierzu: „Der epitheliale Belag des Kanals geht aus einer Einsenkung der Epidermis hervor und hat daher zugleich mit den gewöhnlichen Elementen noch zahlreiche Schleimzellen, wenigstens in den Orten, welche ich vorgenommen. Es ist daher eine auffällige Sache, daß Bodenstein zufolge die Schleimzellen im Kanal bei Cottus gobio „vollständig fehlen.“ Auch viele andere Forscher weisen

daraufhin. Bei allen anderen Arten waren keine Schleimzellen zu entdecken, was sicher dadurch erklärt werden muß, daß das Material schon sehr oft die Aufbewahrungsflüssigkeit gewechselt hat. Bei M. fasciatus fanden sie sich auch in großen Massen auf der Epidermis angehäuft. Das Material der festen Kanalwand besteht über den Schuppen aus osteoider Substanz, zwischen ihnen aus bindegewebigem Knorpel.

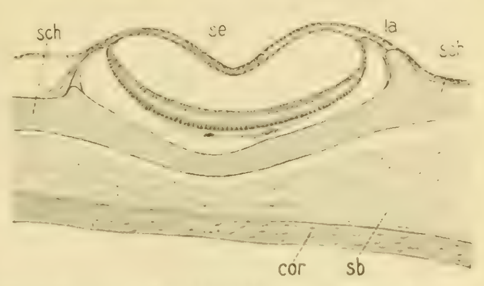
Auf den vorliegenden Schnitten waren auch die Ausführkanälchen sehr schön zu verfolgen (Fig. 9 *ak*). Sie bestehen ebenfalls aus bindegewebigem Knorpel und sind meist quergeschnitten. In Gestalt kleiner Ringe liegen sie neben dem Canalis lateralis und weisen die gleiche Eigentümlichkeit auf, daß die dem Fisch abgekehrte Wand aus Epidermis, also weicher Substanz, gebildet wird. Das häutige Kanalrohr setzt sich in ihren Innenraum hinein fort. Ebenfalls wie bei M. flabellispinis ist der Canalis parallelus in der Basalwand des Rumpfseitenkanals entwickelt. Seine Größenverhältnisse erweisen sich aber bedeutend kleiner als bei dieser Art. Die Weite beträgt als Maximum 0,2 mm.



Textfig. 9. M. fasciatus. Rumpfkanal quer. Vergr. 60fach. *cp* Canalis parallelus; *ak* Ausfuhrkanälchen; *bk* bindegewebiger Knorpel; *sch* Schuppe; *sb* subkutanes Bindegewebe.

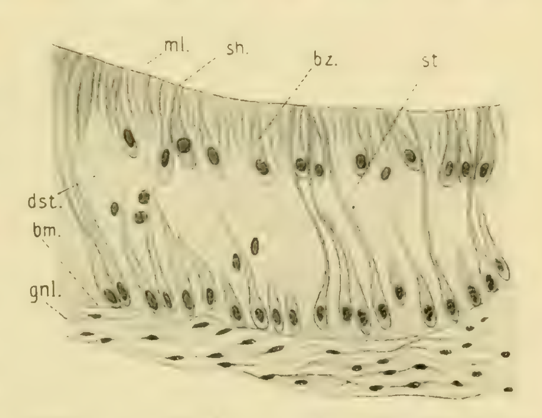
Vorzüglichen Aufschluß erhalte ich auch über die feinere Histologie der im Canalis lateralis gelegenen Sinneshügel. Sie sind mit ihrer Längsachse quer zum letzteren gelagert. Ihre Länge beträgt 0,4 mm, ihre Breite 0,3 mm und ihre Höhe 0,09 mm (Fig. 10 u. 11). An diesen Nervenendorganen kann ich wie üblich drei verschiedene Zellschichten unterscheiden (Merkel 1880, p. 16–20, Solger 1880, p. 467 ff., Maurer 1895, p. 77 ff.). Die zu oberst gelegene besteht aus Sinneszellen und die mittlere aus Stützzellen (*st*). Beide Schichten, welche das eigentliche Sinnesorgan bilden, werden oben von einer Membrana limitans (*ml*) begrenzt, der untere Teil der Stützzellen wird von einer Basalmebran (*bm*) abgeschlossen. Die darunter liegende Partie stellt die Endausbreitung des Nerven dar, welcher den Sinneshügel mit Nervenelementen versorgt, und ist zum großen Teil aus Ganglienzellen zusammengesetzt.

Die birnförmigen Sinneszellen besitzen eine Länge von 0,03 mm und eine Breite von 0,005 mm. Ihre Außenseite ist von einem Sinneshärchen (*sh*) besetzt. Der Kern nimmt ziemlich die ganze Breite der Zelle ein und kommt fast an ihre Basis zu liegen. Die Stützzellen reichen von der Basalmembran bis zur M. limitans hinauf, wohingegen die Sinneszellen nur ein Drittel ihrer Länge besitzen. Ihr unterster Abschnitt enthält den Zellkern und sitzt auf letzterer auf. Nach oben zu zieht sich die Stützzelle zu einem äußerst dünnen Gebilde aus. Ihre Länge beträgt 0,06 mm. Ihr Zellkern ist fast genau so groß wie derjenige der Sinneszellen.



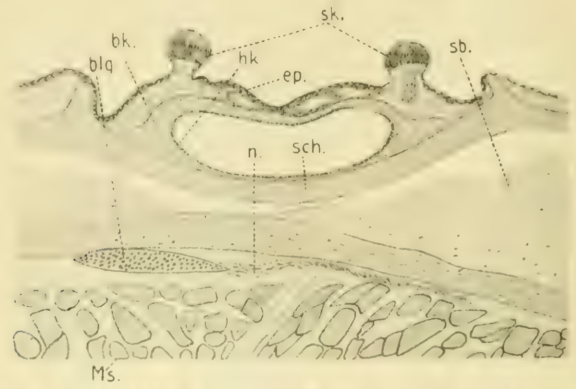
Textfig. 10. M. fasciatus. Vergr. 60 fach. Rumpfkanal mit Sinneshügel. *se* Sinneshügel; *sch* Schuppe; *sb* subkutanes Bindegewebe; *cor* Corium; *la* Schuppenlamelle.

Bei diesem Macrurus entdeckte ich endlich auch die lange vermißten freien Seitensinnesorgane auf den schon oben beschriebenen Papillen, welche am Canalis lateralis und über die gesamte Epidermis hinweg verteilt sind (Fig. 12 u. 13). Diese besitzen eine Länge von 0,2 mm, bestehen aus Bindegewebe und sind von einem relativ dicken Nervenzweig durchzogen. Die darauf sitzenden Sinnesknospen nehmen ihre gesamte Oberfläche ein (Maurer 1895, p. 75). Auf Fig. 12 finde ich zwei dieser Nervenendorgane vor, welche direkt am Seitenkanal in gleicher Höhe sitzen. Daraus läßt sich schließen, daß ihre Anordnung am Canalis



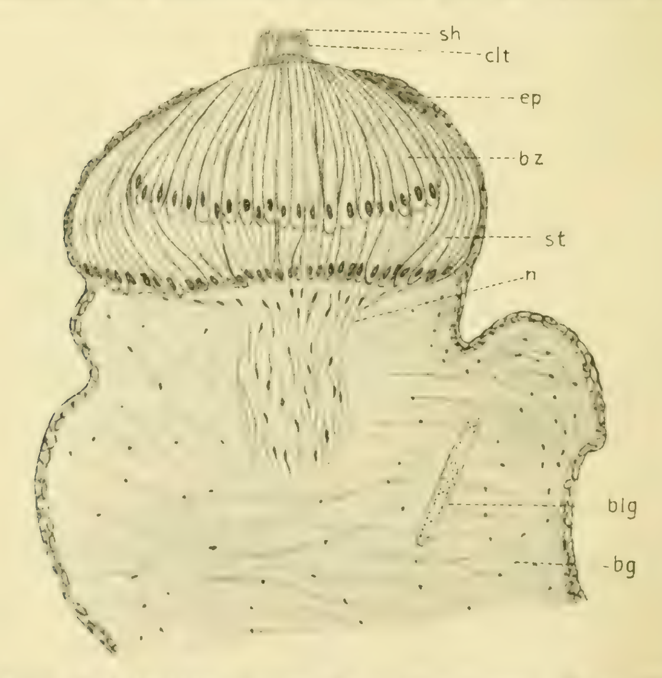
Textfig. 11. M. fasciatus. Sinneshügel des Canalis lateralis. Vergr. 600 fach. *sh* Sinneshärchen; *bz* Birnzelle; *st* Stützzelle; *bm* Basalmembran; *gnl* Ganglienzelle; *ml* Membrana limitans; *dst* von Distomum erzeugter Hohlraum.

lateralis die gleiche ist wie bei M. flabellispinis. Mit bloßem Auge waren sie absolut nicht wahrzunehmen. Ihre Höhe beträgt 0,06 mm, ihre Breite 0,01 mm.



Textfig. 12. M. fasciatus. Rumpfkanal mit zwei Sinnesknospen. Vergr. 60fach. *sk* Sinnesknospen; *Ms* Muskelbündel; *blg* Blutgefäß; *n* Nerv; *sch* Schuppe; *bk* bindegewebiger Knorpel; *sb* subkutanes Bindegewebe; *ep* Epidermis; *hk* häutiger Kanal.

Auch feinere histologische Details sind an diesen Gebilden zu erkennen. Die Epidermis, welche sich über die Papillen hinweg-



Textfig. 13. M. fasciatus. Cutispapille mit Sinnesknospe. Vergr. 1200 fach. *ep* Epidermis; *n* Nerv; *blg* Blutgefäß; *bg* Bindegewebe; *st* Stützzelle; *bz* Birnzelle; *sh* Sinneshärchen; *clt* Cupula terminalis.

zieht, überdeckt auch größtenteils das Nervenendorgan, nur die oberste Partie ist frei davon, weil sich dort die Enden der Sinneszellen kegelförmig vereinigen und ihre Sinneshärchen in das umgebende Medium entsenden. Diese sind bei starker Beleuchtung deutlich wahrnehmbar, besitzen aber äußerste Feinheit. Sie durchsetzen eine hyaline Masse, welche wohl als Cupula terminalis anzusprechen ist (Maurer 1892, p. 762). Ich stimme Maurers Anschauung bei, daß dieses Gebilde eine infolge der Konservierung erhärtete Schleimsubstanz darstellt und werde darin noch dadurch bestärkt, daß dasselbe völlig unregelmäßig ist.

Schließlich soll noch der anatomische Bau der Sinnesknospen betrachtet werden. Die Sinneszellen zeigen nicht die ausgeprägte Birnenform, sondern sind mehr länglich gestaltet. Deutlich lassen sich die Stützzellen erkennen, welche auf der Basalmembran aufsitzen und sich als fadenförmige Gebilde nach oben erstrecken. Ihre Kerne sind in einer regelmäßigen Reihe angeordnet und liegen im untersten Abschnitt der Zelle.

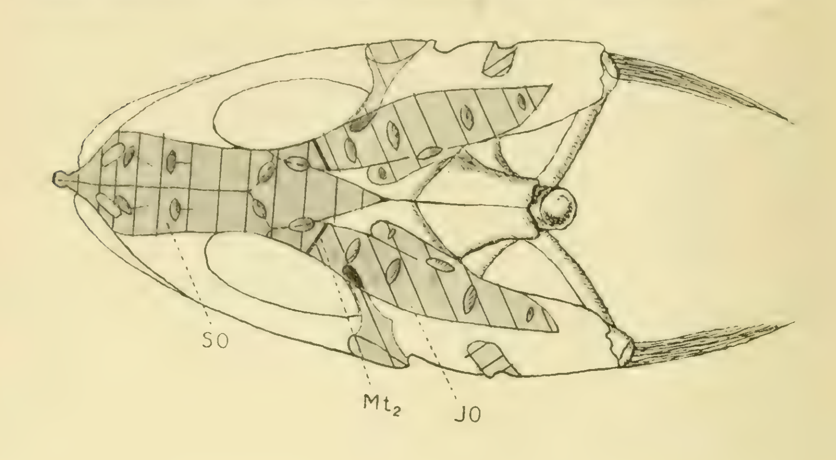
Macrurus (Macrurus) Petersoni; Alcock.

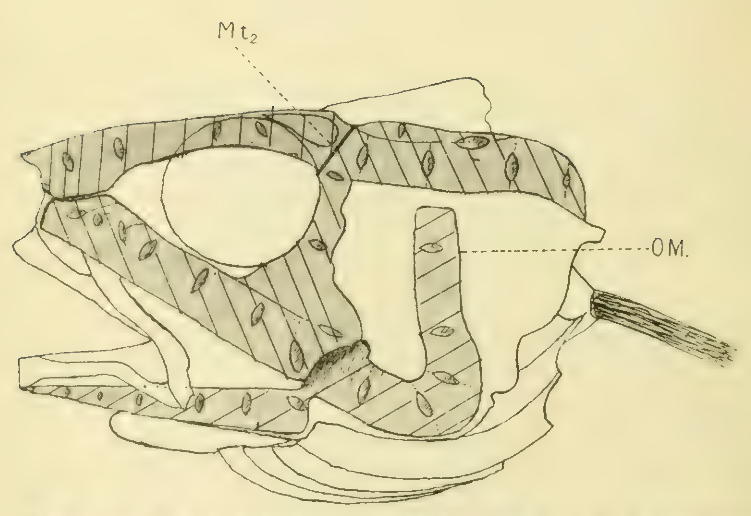
Stat. 254. Tr. 977. 25. III. 32 cm.

In dieser Macruridenart liegt zum ersten Male eine rostrumlose Form vor. Es soll ihr daher eine genauere Schilderung zuteil werden; denn sicher hat dieser Unterschied auch Änderungen in der anatomischen Beschaffenheit der Seitenkanäle des Kopfes zur Folge. Im allgemeinen, muß ich aber gleich vorausschicken, sind die prinzipiellen Merkmale der Familie gewahrt.

Kopfkanalsystem. Die Seitenkanäle von M. Peterson (Fig. 14) stellen wiederum Rinnen dar und keine Knochenröhren, auch fehlen nicht die Knochenbrücken, welche zur Stütze der Epidermis dienen. Ebenfalls findet sich Pigment und silberiger Glanz auf der häutigen Wand der Seitenkanäle. Mit dem Fehlen des Rostrums hängt es zusammen, daß das Nasale sehr kurz ist. Die Kanäle erstrecken sich daher nicht soweit über den Bulbus oculi hinaus nach vorne. Der Supra- und Infraorbitalkanal kommen an der Spitze des Kopfes dicht aneinanderzuliegen. Ihre Trennung bewirkt aber ganz einfach dazwischengelagertes Bindegewebe und nicht eine M. transversa I. Betrachten wir die einzelnen Kanäle etwas genauer (Fig. 14).

Der Subraorbitalkanal beginnt vorne blind geschlossen und erstreckt sich über das Nasale und Frontale nach hinten. An diesem Kanalabschnitt treten einige völlig neue Erscheinungen auf.





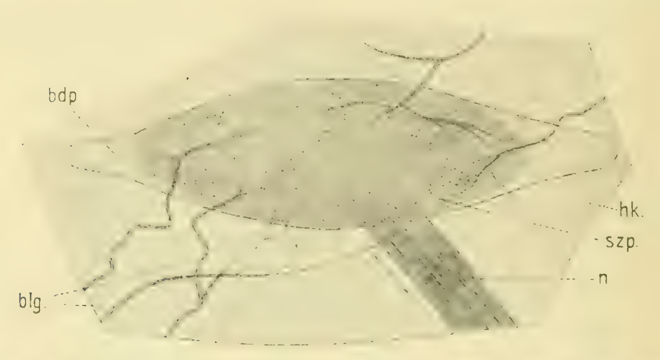
Textfig. 14. M. Petersoni. Seitenkanäle. Nat. Gr. *SO* Supraorbitalkanal; *JO* Infraorbitalkanal; *OM* Operculomandibularkanal; Mt_2 Membrana transversa II.

Dies ist einmal der Supraorbitalraum, eine gemeinsame, tiefe Kammer der beiden Supraorbitalkanäle, welche eine Art Frontalkommissur darstellt. Sie wird seitlich begrenzt von vier Knochen-

brücken. Auf dem Nasale bewirkt ein Knochenrücken die Scheidung der Supraorbitalkanäle, welcher sich bis auf die Mitte des Frontale als dünne Knochenlamelle fortsetzt. Ein weiteres neues Moment bei M. Petersoni ist Membrana transversa II (Mt_2), eine dünne, membranöse Haut, welche dicht vor dem hinteren Rande des Frontale quer in den Supraorbitalkanal hineingespannt ist. Sie befindet sich gerade an der Stelle, wo bei M. flabellispinis Sinneshügel E_5 entwickelt ist. Demnach ist der Supraorbitalkanal in Wirklichkeit gegen den Infraorbitalkanal völlig abgeschlossen. Die Länge dieses Kanals beträgt 33 mm. Seine Weite wechselt. Sie erreicht auf dem Nasale 6 mm, auf dem Frontale 8 mm. Der Supraorbitalraum besitzt insgesamt eine Weite von 14 mm. Die dahinter gelegenen Knochenbrücken verringern die Weite auf 5 mm. Dahinter erweitert sich der Supraorbitalkanal plötzlich wieder auf 9 mm. Das hinter M. transversa II gelegene Kanalstück mündet in den Infraorbitalkanal.

Der letztere verläuft auf den Infraorbitalknochen unter dem Auge nach hinten, steigt hinter diesem empor und erreicht nach Passieren des Postfrontale dessen Oberfläche, wo er sich in ganzer Breite entfaltet und als Scapularkanal rückwärts erstreckt. Er erreicht ebenfalls wie bei M. flabellispinis ziemliche Dimensionen. Suborbitale I besitzt eine Länge von 22 mm, Suborbitale II 10 mm, Suborbitale III 7 mm, Suborbitale IV 8 mm, Suborbitale V 10 mm und Suborbitale VI 4 mm, sodaß der gesamte Kanal des Infraorbitalrings eine Länge von 76 mm aufweist. Der Scapularkanal besitzt eine Länge von 32 mm. Die durchschnittliche Weite des Maxillarkanals beträgt 9 mm. Mehrere zarte, aus weichem Bindegewebe bestehende Brücken sind quer darübergespannt. Auf Suborbitale IV beobachten wir die enorme Weite von 14 mm. Quer darüber ist wiederum eine kräftige Knochenbrücke gespannt, welche das Lumen des Seitenkanals sehr verschmälert. Der Postorbitalkanal nimmt an Weite nach oben zu enorm ab, so daß sie über Suborbitale VI nur 3 mm beträgt. Das Postfrontale trägt den üblichen seitlichen Einschnitt mit einem Durchmesser von 2 mm. Über dem Postfrontale erreicht der Infraorbitalkanal die Weite von 9 mm, welche er über Squamosum, Extrascapula und Suprascapulare annähernd beibehält. Auf der Extrascapula, an der dorsalen Wand des Infraorbitalkanals, liegt wieder eine Knochenbrücke, durch welche ein blinder Seitenast nach oben vorne abzweigt von einer Weite von durchschnittlich 2 mm.

Der Operculo-mandibularkanal beginnt blind geschlossen an der Spitze des Unterkiefers, geht über diesen hinweg und erstreckt sich schließlich über das Praeoperculum. Der Opercular- und Mandibularkanal sind durch ein häutiges Kanalstück miteinander verbunden. Dieser nimmt nach hinten zu an Weite zu, welche schließlich auf dem Articulare 5 mm beträgt. Das häutige Kanalstück ist sehr schmal und besitzt eine Weite von nur 2,5 mm. Auf dem Opercularkanal nimmt sie mächtig zu und beträgt auf dem horizontalen Abschnitt 9 mm, auf dem vertikalen dagegen nur 5 mm. Die Länge des Mandibularkanals ist 39 mm, des Praeoperculums insgesamt 48 mm. Der Opercularkanal endigt nach oben zu auf dem Praeoperculum in einer Entfernung von 2 mm vom Scapular-



Textfig. 15. M. Petersoni. Sinneshügel des Kopfes. Vergr. 20fach. *n* Nerv; *blg* Blutgefäß; *bdp* Bindegewebspolster; *szp* Sinneszellenpolster; *hk* häutige Kanalwand.

kanal. Besonders zu erwähnen ist noch, daß der Opercularkanal in seinem vorderen Abschnitt auf den dorsal umbiegenden Infraorbitalkanal stößt. Es findet ebenfalls keine Vereinigung statt. Während aber die Trennung bei M. flabellispinis durch M. transversa III vor sich geht, erfolgt sie bei M. Petersoni durch ein quergelagertes, knöchernes Gebilde, welches aus dem Kanalboden herauswächst.

Die Sinneshügel der Kopfkanäle sind mit bloßem Auge deutlich sichtbar und stellen länglich geformte, mehrere Millimeter große, weiße Körperchen dar, welche mit ihrer Längsachse quer zum Seitenkanal liegen. Im Gegensatz zu M. flabellispinis ist das Sinneszellenpolster länglich gestaltet und nimmt nicht die ganze Oberfläche des Sinneshügels ein (Fig. 15).

Auf Grund einer makroskopischen Betrachtung beträgt die Anzahl der Sinneshügel bei M. Petersoni nur 32 auf jeder Seite

des Kopfes. Der fehlende Sinneshügel ist E_5 des Supraorbitalkanals. Wie wir beobachteten, steht an seiner Stelle M. transversa II. Überhaupt weicht die Stellung der Sinneshügel im Supraorbitalkanal bedeutend von M. flabellispinis ab. Es handelt sich vor allen Dingen um E_3, welcher um 45° zur Richtung des Kanals gedreht erscheint. Da E_4 im entgegengesetzten Sinne gedreht ist, so stehen beide Sinneshügel fast senkrecht zueinander. Schon bei M. flabellispinis deutete ich daraufhin, daß die Sinneshügel im Sinne der Kanalkrümmung gedreht sind. Wird daher die Supraorbitalkammer als zwei gesonderte Kanalabschnitte beider Seiten des Kopfes aufgefaßt, welche einwärts und wieder nach außen verlaufen, so ist die Drehung der Sinneshügel E_3 und E_4 des Supraorbitalkanals verständlich. Sie liegen genau unter den erwähnten Kanalbrücken, sodaß sie den Supraorbitalraum umgrenzen.

Die sonstige Verteilung und Lage der Sinneshügel ist genau so wie bei M. flabellispinis. Ebenso variiert ihre Größe wie dort außerordentlich. Die Größenverhältnisse sind genau dieselben, so daß ich nicht besonders darauf einzugehen brauche. Die größten Sinneshügel liegen wie immer im Maxillarkanal und Scapularkanal, dessen Endorgan E_{11} eine Länge von 4,2 mm besitzt.

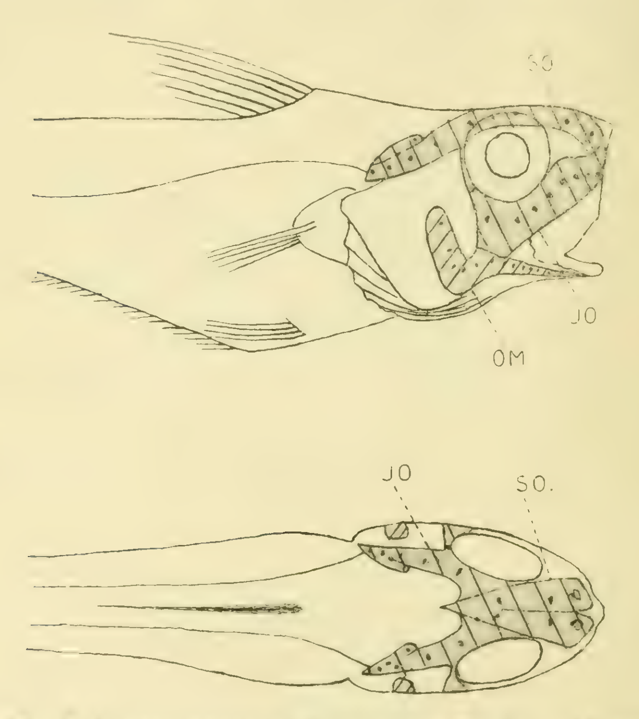
Rumpfseitenkanal. Leider waren unter den 9 Exemplaren der „Valdivia" von M. Petersoni, welche ich zu Gesicht bekam, nur zwei, an welchen eine Rumpfseitenlinie erhalten war, und dort wiederum war sie dermaßen verletzt, daß sich nicht allzuviel darüber sagen läßt. Auf jeden Fall muß konstatiert werden, daß ein Canalis lateralis vor allem auf dem vorderen Abschnitt des Rumpfes ganz gut entwickelt ist. Alcock (1899, p. 110) schrieb dazu: „Six rows of scales between the last ray of the first dorsal fin and the lateral line", welche Angabe vollkommen richtig ist. Eine nähere Untersuchung ergibt, daß die den Rumpfseitenkanal verschließende Decke oft zerstört ist, so daß das weiße Innere des Kanals zum Vorschein kommt. Die noch vorhandenen Ausführkanälchen sind durchweg ventral gerichtet und etwas nach hinten gekrümmt. Aller Wahrscheinlichkeit nach kommt auf jede zweite Schuppe ein Ausführporus zu liegen.

Macrurus (Macrurus) investigatoris; Alcock.

Stat. 263. Tr. 823 m. 29 III. 18 cm.

Kopfkanalsystem. Die Epidermis dieses Macruriden ist von ziemlicher Dicke, so daß sein Kopf gerundet erscheint und

absolut nichts von den darin gelegenen Seitenkanälen erkennen läßt (Textfig. 16). Da eine äußerst nahe Verwandtschaft mit M. Petersoni besteht, so kann ich mir die Schilderung ihres Verlaufes schenken. Es soll aber besonders hervorgehoben sein, daß eine äußerst enge Lagebeziehung zwischen Infraorbitalkanal und vorderem Abschnitt des Opercularkanals besteht. Eine Scheidung der beiden wird dadurch bewerkstelligt, daß nicht wie bei M. Petersoni Knochensubstanz dazwischentritt, sondern die Epidermis an der Innenwand des Kanalraumes festwächst. Nur ein häutiges Gewebe schiebt sich also trennend zwischen beide.



Textfig. 16. M. investigatoris. Seitenkanäle. Nat. Gr. *SO* Supraorbitalkanal; *JO* Infraorbitalkanal; *OM* Operculomandibularkanal.

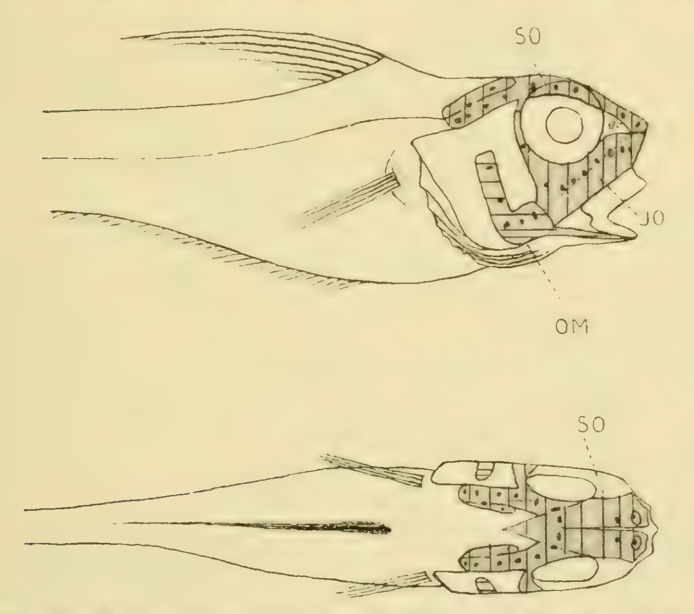
Weiter ist M. transversa 11 bei diesem Macruriden nicht entwickelt. An ihrer Stelle finde ich Sinneshügel E_5 des Supraorbitalkanals normal vor. Die Sinneshügel des 18 cm großen Exemplars sind mit bloßem Auge gerade noch deutlich sichtbar. Sinneshügel E_{11} des Scapularkanals besitzt eine Länge von 2,1 mm und eine Breite von 0,75 mm. Das Sinneszellenpolster ist im Gegensatz zu M. Petersoni rund.

Rumpfseitenkanal. Ebenso wie ALCOCK (1899, p. 109) konstatiere ich fünf Schuppenreihen zwischen dem letzten Strahl der ersten Rückenflosse und der Seitenlinie. Sie ist bei der vorliegenden Art besonders undeutlich. Auf Schnitten ist von einem Kanal nichts zu erkennen, was allerdings eventuell damit zusammenhängen kann, daß der Rumpfseitenkanal an dem zur anatomischen Untersuchung zur Verfügung gestellten Exemplar gerade zerstört ist. Makroskopisch ist an den anderen betrachteten Fischen dieser Art jedenfalls nichts Genaueres zu sehen.

Macrurus (Macrurus) semiquincunciatus: Alcock.

Stat. 257. Tr. 693 m. 24. III. 19 cm.

Das Kopfkanalsystem dieses Fisches stimmt vollkommen mit demjenigen von M. investigatoris überein. Sogar die äußere



Textfig. 17. M. semiquincunciatus. Seitenkanäle. Nat. Gr. *SO, JO, OM.*

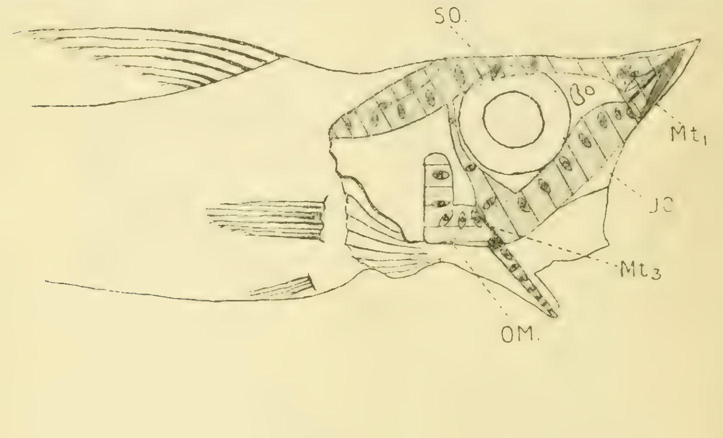
Gestalt des Kopfes und die Größenverhältnisse harmonieren vollkommen. Die Sinneshügel sind länglich gestaltet und tragen ebenfalls ein rundes Sinneszellenpolster. Sinneshügel E_{11} des Scapularkanals besitzt eine Länge von 1,9 mm, die Weite des halben Supraorbitalraumes beträgt 3,3 mm (Textfig. 17).

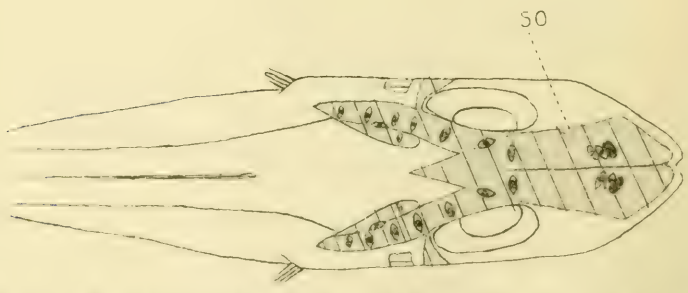
Der Rumpfseitenkanal tritt bedeutend charakteristischer heraus als bei M. investigatoris. Ebenso wie Alcock (1899, p. 112) stelle ich acht Schuppenreihen zwischen erster Rückenflosse und Rumpfseitenkanal fest. Sonderbarerweise herrscht in der Anordnung der ventral gerichteten Ausführkanälchen keine Regelmäßigkeit, insofern auf die zweite und dritte Schuppe wechselnd ein solches zu liegen kommt. Demnach ist bei diesem Macruriden die Metamerie der Seitenlinie auf keinen Fall gewahrt.

Macrurus (Macrurus) macrolophus: Alcock.

Stat. 251. Tr. 693 m. 24. III. 25 cm.

Kopfkanalsystem. Die Lage der Kopfkanäle dieses Macruriden ist schon äußerlich durch Konturen angedeutet





Textfig. 18. M. macrolophus. Seitenkanäle. Nat. Gr. *SO*, *JO*, *OM*. Mt_1 Membrana transversa I; Mt_3 Membrana transversa III.

(Textfig. 18). Der Supraorbitalkanal beginnt an der Spitze des Kopfes und erstreckt sich über das Nasale, Frontale nach hinten

und mündet schließlich auf dem Postfrontale in den Infraorbitalkanal. Auf dem Frontale ist eine breite, aber sehr flache Frontalkommissur entwickelt. Obwohl ich in M. macrolophus einen Vertreter der Subgenus Macrurus vor mir habe, so zeigt dieser doch im Zusammentreffen von Supra- und Infraorbitalkanal eine weitgehende Übereinstimmung mit M. flabellispinis. Dies wird schon äußerlich im Vorhandensein eines kleinen Rostrums angedeutet, innerlich durch ein im Nasale ausgebildetes schmales Foramen, welches den Supraorbitalkanal mit der unter diesem Knochen sich ausbreitenden Kammer verbindet. In diese mündet auch der Infraorbitalkanal. Da sich Membrana transversa I horizontal darin ausspannt, so werden die beiden erwähnten Kanalsysteme voneinander geschieden.

Der Infraorbitalkanal verläuft unter dem Auge nach hinten, beschreibt die übliche dorsale Wendung, um nach Aufnahme des Supraorbitalkanals auf dem Postfrontale sich nach hinten zu erstrecken. Der dorsal sich abzweigende, blinde Seitenast des Scapularabschnittes ist ebenfalls vorhanden. Der Operculo-Mandibularkanal verläuft über den Unterkiefer und das Präoperculum. Er endigt blind in einer Entfernung von 2 mm vom Scapularkanal. In ganzer Breite trifft der Opercularkanal vorne auf den Infraorbitalkanal, steht aber mit ihm nicht in Kommunikation, da sich genau so wie bei M. flabellispinis M. transversa IV als Scheidewand dazwischenstellt. Allerdings ist sie nicht ganz so vollkommen entfaltet wie dort.

Die Weite der Kanalhohlräume ist bei M. macrolophus ganz beträchtlich, insofern sie 4,5 mm im Supraorbitalkanal beträgt. Die in den Kanälen liegenden relativ großen Sinneshügel sind von länglicher Form und tragen ein rundes Sinneszellenpolster. Die Länge von E_{11} im Scapularkanal beträgt 3,3 mm, seine Breite 2 mm.

Die Zahl aller Sinneshügel einer Kopfseite ist 33. Da Membrana transversa II nicht zugegen ist, so finde ich an ihrer Stelle Sinneshügel E_5 des Supraorbitalkanals normal entwickelt vor. Die Lage der Sinneshügel ist quer zu den Kanälen, interessiert mich aber besonders im Supraorbitalkanal. Sinneshügel E_1 liegt auf dem Nasale dicht an dessen Foramen, welches in die Membrankammer führt. Etwas weiter hinten, ebenfalls auf dem Nasale, befindet sich E_2. Diese beiden liegen wie überall quer zur Längsachse des Fisches. Dies muß nun ebenfalls von Sinneshügel E_3 gesagt werden, welcher nicht die geringste Drehung aufweist, wie

es doch im Gegensatz zu M. macrolophus bei M. Petersoni der Fall ist. Die Sinneshügel E_4 und E_5 weisen nichts Besonderes in ihrer Lage auf.

Rumpfseitenkanal. Entgegen der Beobachtung ALCOCKS (1889. p. 115), daß fünf Schuppenreihen zwischen der ersten Rückenflosse und der Seitenlinie zu liegen kommen, stelle ich sieben Schuppenreihen fest. Bei dem vorliegenden Exemplar ist kein Schuppenkleid erhalten. Nach einer Untersuchung an anderen, vor allem großen Exemplaren konstatiere ich eine gut entwickelte Seitenlinie, welche sich weit über den Rumpf hin erstreckt. Die Ausführkanälchen sind samt und sonders ventral abgezweigt und stark nach hinten gekrümmt. Sie kommen immer erst auf jede zweite Schuppe zu liegen.

Macrurus (Malacocephalus) laevis; (Lowe).

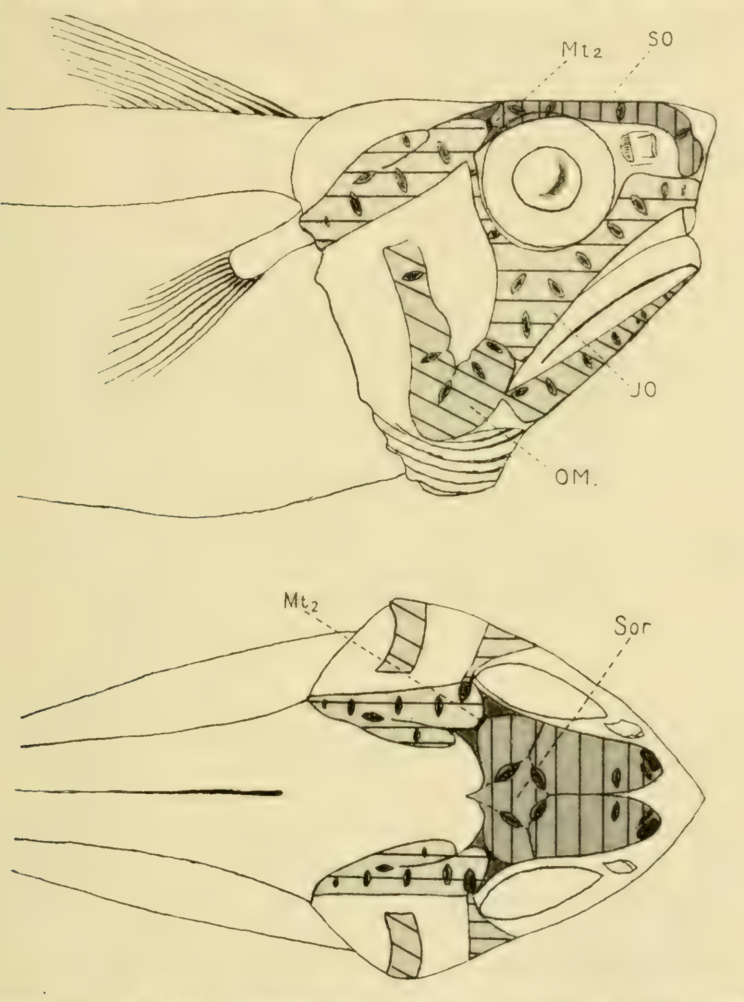
Stat. 254. Tr. 997 m. 25. III. 30 cm.

Kopfkanalsystem. Die Epidermis dieses Macruriden ist sehr fest, sodaß die darunter liegenden Hohlräume des Kopfes äußerlich nicht kenntlich sind (Textfig. 19). Auch ALCOCK (l. c. p. 118) bringt dies zum Ausdruck: „The infra-orbital ridge quite indistinct.“ Erst nach dem Entfernen der Haut liegen die weiten Seitenkanäle vor mir. Eine starke Anhäufung von braunem Pigment macht sich in ihnen bemerkbar. Dieses gilt vor allem für den Supraorbitalkanal; silberigen Glanz finde ich im Opercularkanal vor. In bezug auf den Verlauf der Kopfkanäle verweise ich auf M. Petersoni, mit welchem er darin fast völlig übereinstimmt. Eine geringe Abweichung zeigt Membrana transversa II. Ihre Ausdehnung ist bedeutend geringer als bei M. Petersoni, was daher rührt, daß der Supraorbitalkanal an der Stelle, wo sie sich befindet, von weichem Bindegewebe ausgekleidet ist, und demgemäß ein verengtes Lumen aufweist (Textfig. 19, Mt_2). Sonst ist die Art der Scheidung des Maxillarkanals vom Opercularkanal dieselbe wie bei M. Petersoni, insofern sie durch eine massive Knochenwand bewerkstelligt wird. Ferner ist eine Frontalkommissur ausgebildet, welche eine tiefe, geräumige Kammer darstellt. Die Lage der Sinneshügel im 6.5 mm breiten Supraorbitalkanal ist gleichfalls dieselbe.

Makroskopisch lassen sich 32 Sinneshügel nachweisen. E_5 des Supraorbitalkanals ist von M. transversa II verdrängt. Die Gestalt der Sinneshügel stimmt wiederum genau mit der von M. Peter-

soni überein. Das Sinneszellenpolster ist länglich gestaltet. Die Länge des Sinneshügels E_{11} im Scapularkanal beträgt 4,1 mm, seine Breite 1,8 mm.

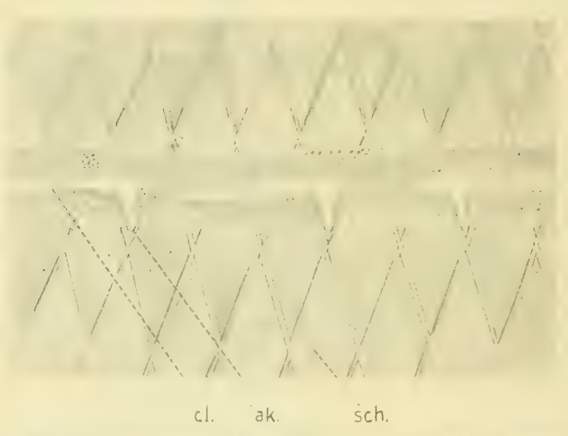
Rumpfseitenkanal. Den Befund ALCOCKS (1899, p. 119), daß zwischen Seitenlinie und erster Rückenflosse 12 Schuppen-



Textfig. 19. M. laevis. Seitenkanäle. Nat. Gr. *SO, JO, OM.* *Sor* Supraorbitalraum; Mt_2 Membrana transversa II.

reihen liegen, kann ich bestätigen. Der Canalis lateralis ist an kleinen, 30 cm großen Exemplaren nur eine kurze Strecke über den Rumpf entwickelt, reicht dagegen bei dem größten 45 cm

großen Fisch über den ganzen Rumpf hinweg. Der Rumpfkanal von M. laevis ist meist deutlich sichtbar, da er sich als weiße Linie auf dem grauen Grund charakteristisch abhebt. Dies hängt damit zusammen, daß ebenso wie bei M. flabellispinis auf den beiden Rändern des Canalis lateralis eine starke Pigmentanhäufung stattfindet, während die mittlere Partie völlig davon frei bleibt. Das eben Gesagte besitzt auch für die Ausführkanälchen Gültigkeit (Textfig. 20). Bei kleineren Individuen sind diese direkt ventral gerichtet und zeigen makroskopisch keine Spur von einer Rückwärtskrümmung. Auf Schnitten erkennt man jedoch, daß die äußerste Spitze des Ausführkanälchens nach hinten umgebogen ist. Bei den größten Exemplaren sind sämtliche Ausführpori stark nach hinten gekrümmt. Bei der vorliegenden Macruridenart



Textfig. 20. Rumpfseitenkanal. Vergr. 10fach. *cl* Canalis lateralis; *ak* Ausführkanälchen; *sch* Schuppe.

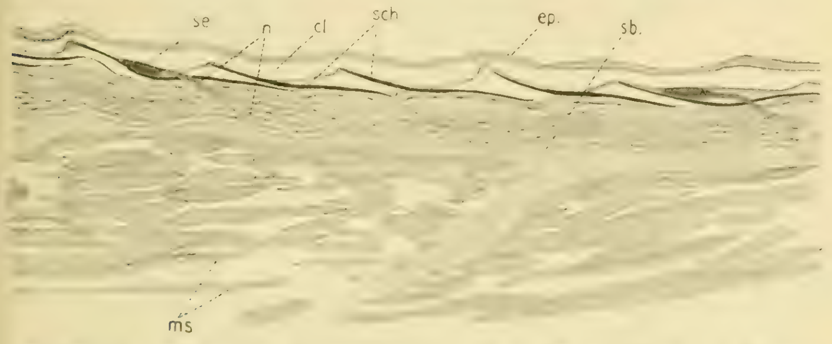
wird die Metamerie durch die Anordnung der Ausführkanälchen wiederum nicht gewahrt, da in der mittleren Körperregion wechselnd auf jede 4. und 5. Schuppe ein solches zu liegen kommt. Hie und da befindet sich schon auf der 3. Schuppe, aber auch erst auf der 7. Schuppe ein Ausführporus.

Histologischer Abschnitt. Vom Canalis lateralis des vorliegenden Macruriden stellte ich eine wohlgelungene Längsschnittserie her, welche mit Hämatoxylin-Eisenalaun gefärbt wurde. Ein genau durch die Mitte des Seitenkanals geführter Längsschnitt belehrt uns, daß drei von Sinneshügeln freie Schuppen

zwischen zwei solche mit Nervenendorganen ausgestattete zu liegen kommen (Textfig. 21).

Sonst habe ich wieder ein epitheliales Rohr vor mir, welches von festem Gewebe umscheidet wird. Letzteres besteht wiederum wechselnd aus osteoider Substanz und aus bindegewebigem Knorpel. Der Sinneshügel liegt mit seiner Längsachse quer zur Richtung des Seitenkanals. Seitlich tritt ein dünnes Nervenästchen an ihn heran, welches sich vom Ramus lateralis abzweigt und die Schuppe durchbohrt.

Bei M. laevis sind ebenfalls wie bei M. flabellispinis die Parallelkanälchen entwickelt. Sie besitzen einen Größendurch-



Textfig. 21. M. laevis. Rumpfseitenkanal längs. Vergr. 15fach. *se* Sinneshügel; *n* Nerv; *ms* Muskelbündel; *sb* subkutanes Bindegewebe; *sch* Schuppe; *ep* Epidermis; *cl* Canalis lateralis.

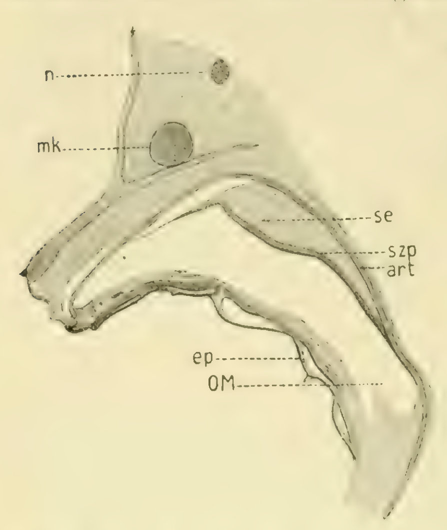
messer von 0,01 mm und erstrecken sich im bindegewebigen Knorpel der basalen Kanalwand.

Kutispapillen zeigen sich auf den Schnitten zu beiden Seiten des Canalis lateralis. Sie enthalten ein Nervenästchen, aber es sitzen keine Sinnesknospen auf ihnen.

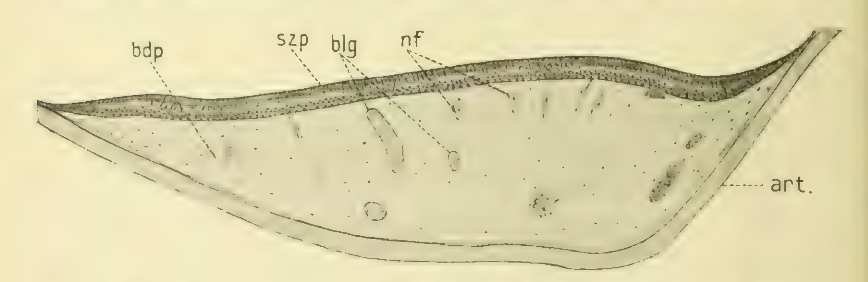
Für die feinere Histologie der Sinneshügel des Canalis lateralis sind die Schnitte nicht geeignet. Man erkennt aber deutlich birnförmige, 0,025 mm lange Sinneszellen mit Sinneshärchen. Ihr Kern ist wenig größer als der der Stützzellen, welche nur undeutlich hervortreten. Der gesamte Sinneshügel zeigt im Längsschnitt halbmondförmige Gestalt. Seine Länge beträgt 0,34 mm, seine Breite 0,3 mm und seine Höhe 0,07 mm.

Bei diesem Macruriden erhielt ich auch wohlgelungene Schnitte durch die Sinneshügel des Kopfes. Es wurde eine Querschnittserie durch den Mandibularkanal angefertigt, wobei ich Sinneshügel E_3 in Längsschnitte zerlegte (Textfig. 22—24). Letzterer

besitzt eine Länge von 1,8 mm und eine Höhe von 0,08 mm. Ich beobachte an ihm ein Bindegewebspolster, dem das Sinneszellenpolster aufliegt. Beide werden scharf voneinander geschieden durch die Basalmembran (Textfig. 24*bm*). Bei schwacher Vergrößerung macht das Sinneszellenpolster den Eindruck eines langen schmalen Bandes (Textfig. 23). Bei starker Vergrößerung fallen die großen birnförmigen Sinneszellen auf, deren Länge 0,042 mm, deren Dicke 0,011 mm beträgt. Sie liegen außerordentlich dicht aneinander und unterscheiden sich dadurch von denen des Canalis lateralis (s. M. fasciatus, p. 23, Fig. 11). An ihrer Außenseite sitzt ein winziges Sinneshärchen und in ihrer Mitte liegt ein 0,004 mm großer Zellkern. Er ist etwas größer als die dunkler gefärbten, basal liegenden Kerne der Stützzellen, welche aber leider wiederum nicht deutlich



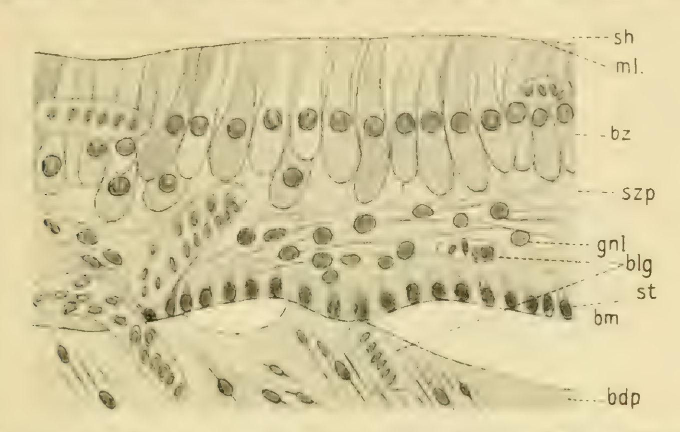
Textfig. 22. M. laevis. Mandibularkanal quer. Vergr. 15 fach. *se* Sinneshügel; *szp* Sinneszellenpolster; *art* Articulare; *ep* Epidermis; *n* Nerv; *OM* Mandibularkanal; *mK* MECKELscher Knorpel.



Textfig. 23. M. laevis. Sinneshügel des Kopfes längs. Vergr. 50 fach. *nf* Nervenfasern; *szp* Sinneszellenpolster; *art* Articulare; *bdp* Bindegewebspolster; *blg* Blutgefäße.

genug hervortreten. Ich verweise daher auf die unten bei M. cavernosus geschilderten Verhältnisse. Den gesamten Sinneshügel überdeckt die dunkler gefärbte Membrana limitans (*Ml*). Im Bindegewebspolster verteilen sich Blutgefäße und Nervenfasern, welche

dann in großer Zahl durch die Basalmembran hindurch auf das Sinneszellenpolster übertreten. Sehr wahrscheinlich gehen letztere zunächst durch Ganglienzellen hindurch und treten dann an die



Textfig. 24. M. laevis. Sinneshügel des Kopfes. Vergr. 800 fach. *sh* Sinneshärchen; *bz* Birnzelle; *ml* Membrana limitans; *gnl* Ganglienzelle; *szp* Sinneszellenpolster; *st* Stützzelle; *bm* Basalmembran; *bdp* Bindegewebspolster.

Sinneszellen heran. Das Bindegewebspolster hält MERKEL (1880, p. 22) für identisch mit den Cutispapillen der Sinnesknospen, welche Anschauung wohl völlig berechtigt ist.

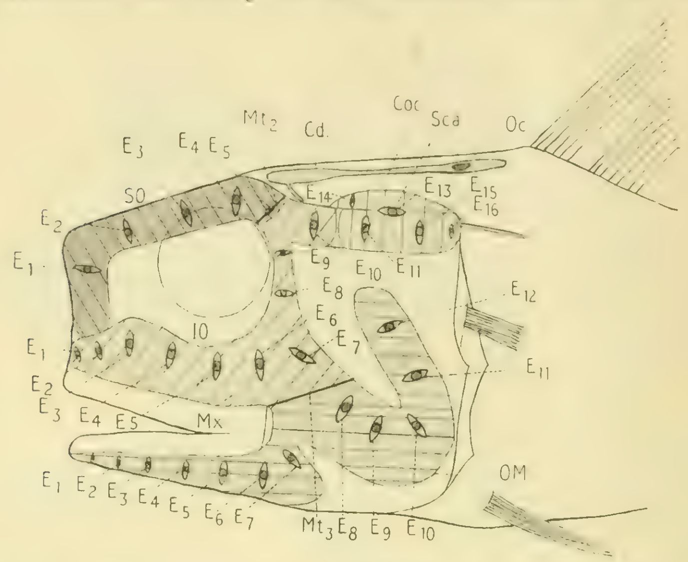
Macrurus (Mystaconurus) cavernosus; (Goode & Bean).

Stat. 251. Tr. 693 m. 24. III. 17 cm.
Stat. 245. Tr. 463 m. 7,5 cm.

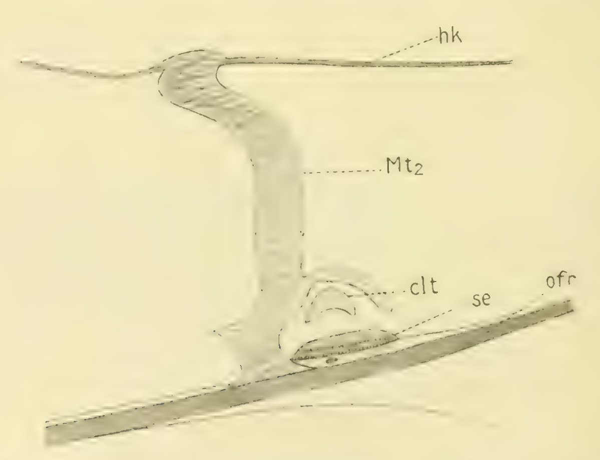
Schon in der Einleitung wurde bemerkt, daß ich von dem 7,5 cm langen Exemplar eine Celloidinschnittserie herstellte, welche sehr gut glückte und mir beim Aufsuchen der einzelnen Sinneshügel und deren Nerven ausgezeichnete Dienste leistete. Das 17 cm große Exemplar dieser Macrurusart wurde zur makroskopischen Untersuchung der Seitenkanäle sowie des Gehirns benützt.

Kopfkanalsystem. Wie schon der Name von M. cavernosus andeutet, sind die Seitenkanäle des Kopfes sehr geräumig (Textfig. 25). Wie überall, so liegen auch hier Knochenrinnen vor, welche von Epidermis überzogen sind. Die Kanalhohlräume sind von membranösem Gewebe ausgekleidet.

Im Verlauf und in der Anordnung der Kopfkanäle stimmt M. cavernosus fast völlig mit M. Petersoni überein. Die darin



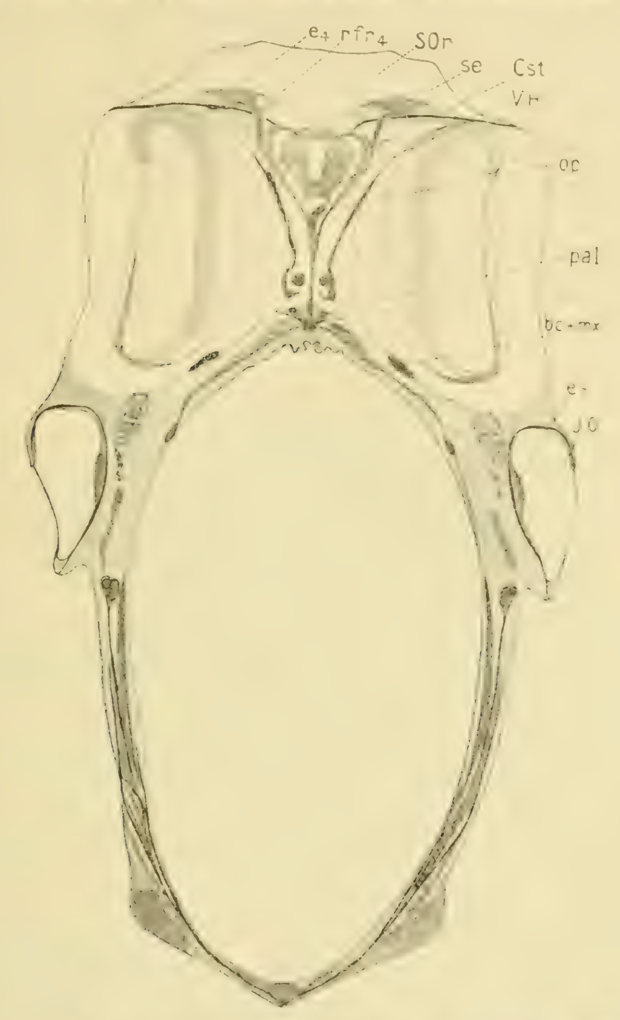
Textfig. 25. M. cavernosus. Seitenkanäle und Occipitalorgan. Vergr. 2fach. *SO* Supraorbitalkanal; *IO* Infraorbitalkanal; *OM* Operculomandibularkanal; *Mx* Maxillarkanal; *Sca* Scapularkanal; E_1—E_{16} Sinneshügel; *rs* rudimentärer Sinneshügel; Mt_2 Membrana transversa II; Mt_3 Membrana transversa III; *Cd* Canalis dorsalis; *Oc* Occipitalorgan; *Coc* Occipitalkommissur.



Textfig. 26. M. cavernosus. Rudimentärer Sinneshügel. E_5 des Supraorbitalkanals. Vergr. 60fach. *se* Sinneshügel; *clt* Cupula terminalis; Mt_2 Membrana transversa II; *ofr* Os frontale; *hk* häutige Kanalwand.

ausgespannten Quermembranen erreichen allerdings einen höheren Grad der Ausbildung. Einerseits befindet sich M. transvera II

im Suproarbitalkanal ebenfalls dort, wo eigentlich Sinneshügel E_5 liegen sollte. Weiter ist M. transversa III in derselben Ausdehnung wie bei den Cölorhynchern vorhanden. Besonders muß endlich



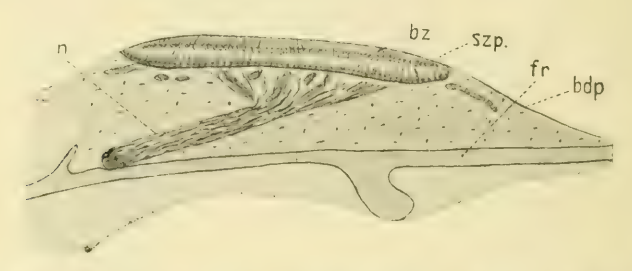
Textfig. 27. M. cavernosus. Querschnitt des Kopfes. Vergr. 8fach. *Sor* Supraorbitalraum; *JO* Infraorbitalkanal; *se* Sinneshügel; *op* N. opticus; *pal* N. palatinus; *bc* + *mx* Nn. buccalis + maxillaris; *Cst* Corpora striata; *VH* Vorderhirn; rfr_4 Ramulus frontalis 4 nervi ophth. superficialis VII.

die Geräumigkeit der Supraorbitalkammer hervorgehoben werden. Die Weite eines Supraorbitalkanals beträgt 5 mm.

Die Nervenendorgane in den Kopfkanälen sind ebenfalls verhältnismäßig groß. Sinneshügel E_{11} des Scapularkanals besitzt

eine Länge von 2,7 mm und eine Breite von 1 mm. Makroskopisch zähle ich nur 32 Sinneshügel. Bei einer Durchmusterung der Kopfschnittserie fand sich jedoch der fehlende Sinneshügel des Supraorbitalkanals in rudimentärem Zustand. Er lag direkt unter Membrana transversa II, welche sich an ihrer Basis spaltet und auf diese Weise E_5 des Supraorbitalkanals direkt überdacht (Textfig. 26). Die Länge dieses in seiner Entwicklung durch die darüberliegende Membran gehemmten Sinneshügels beträgt bei dem kleinen Exemplar nur 0,24 mm und seine Breite 0,17 mm. Der dazugehörige Nerv ist normal entwickelt.

Ein Rumpfseitenkanal ist makroskopisch an M. cavernosus nicht zu erkennen. An dem kleineren Exemplar beobachtete ich, daß der Scapularkanal nicht vom Seitenkanal getrennt ist,



Textfig. 28. M. cavernosus. Sinneshügel des Kopfes. Vergr. 60fach. *bz* Birnzelle; *szp* Sinneszellenpolster; *fr* frontale; *bdp* Bindegewebspolster.

sondern daß dessen Hohlraum allmählich in diesen übergeht. Es ließen sich mikroskopisch zwei Sinneshügel feststellen. Weiter hinten war der Canalis lateralis entweder zerstört oder noch nicht entwickelt.

Histologischer Abschnitt. Die erwähnte Kopfschnittserie bot eine günstige Gelegenheit dar zur Anfertigung einer größeren Anzahl von Abbildungen. Sie geben vor allem eine anschauliche Vorstellung von der enormen Größe, sodann auch von der Topographie der Seitenkanäle im Schädel des M. cavernosus (Textfig. 27 bis 29).

Die Gestalt des gesamten Sinneshügels ist oval wie bei allen Macruriden. Der Gesamteindruck eines Längsschnittes eines solchen ist aber ein ganz anderer wie bei M. laevis, was bestimmt daherrührt, daß das Sinneszellenpolster rund und nicht von länglicher Form ist wie dort (Textfig. 28).

Auf der Kopfquerschnittserie wurden die Sinneshügel in allen Richtungen getroffen. Ich wähle zu einer feineren histologischen Untersuchung E_4 des Supraorbitalkanals aus, welcher längsgeschnitten ist und wovon ich schon die eben erwähnte Zeichnung herstellte. Die Länge dieses Sinneshügels ist 1,3 mm, die Höhe 0,25 mm. Im übrigen liegen die Verhältnisse ganz wie bei M. laevis (Textfig. 29). Ein Bindegewebspolster, welches also einer Cutispapille entspricht, dient als Basis für das daraufliegende Sinneszellenpolster. Dieses wird von der M. limitans überdeckt und nach unten von der Basalmembran abgeschlossen. Ihre Hauptbestandteile sind wiederum die großen, dicht aneinandergelagerten, birnförmigen Sinneszellen, welche mit einem großen Kern und



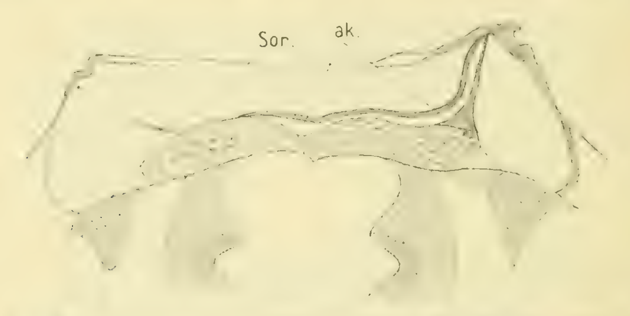
Textfig. 29. M. cavernosus. Sinneshügel des Kopfes. Vergr. 800fach. *sh* Sinneshärchen; *bz* Birnzelle; *st* Stützzelle; *blg* Blutgefäß; *gnl* Ganglienzelle; *bdp* Bindegewebspolster.

einem Sinneshärchen ausgestattet sind. Vor allem aber ist es an diesem Bilde möglich, die Stützzellen genau zu beobachten. Ihre Kerne sind etwas kleiner wie diejenigen der Sinneszellen und liegen in geordneter Reihe dicht über der Basalmembran. An ihrer Basis sind die Stützzellen etwas angeschwollen und ziehen sich nach oben zu als dünne, zylindrische Gebilde. Bei ihrem Verlaufe durch das Bindegewebspolster verästeln sich Nervenfasern und Gefäße.

Ausführkanälchen. An dieser Schnittserie von M. cavernosus glückte es mir auch, einige Aufschlüsse über die sonst ver-

mißten Ausführkanälchen zu erhalten. Wie schon bei M. flabellispinis hervorgehoben, zeigen andere von Günther abgebildete Macruridenarten über den Kopfkanälen weite, mit bloßem Auge deutlich sichtbare Öffnungen. Es mußte daher naheliegen, daß diese, wenn auch nur mikroskopisch klein, an meinen Macruriden ebenfalls vorhanden seien.

Die enorme Erweiterung der Seitenkanäle des Kopfes scheint eine völlig veränderte Anordnung der Ausführkanälchen zur Folge zu haben (Textfig. 30). Auf der Mitte des Bodens des Supraorbitalraumes zeigt sich eine schwache Einsenkung und darüber hinweg wölbt sich ein epitheliales Gebilde. In dem Glauben, den Querschnitt eines Kanals vor mir zu haben, verfolgte ich ihn auf den Schnitten weiter und beobachtete, daß er eine kurze Strecke nach vorn verläuft und sich dann im rechten Winkel nach außen



Textfig. 30. M. cavernosus. Ausführkanälchen des Kopfes. Vergr. 20fach. *Sor* Supraorbitalraum; *ak* Ausführkanälchen.

und senkrecht nach oben wendet (*ak*). Eine Mündung dieses Kanälchens ins Freie, welche einer Güntherschen Öffnung entsprechen würde, konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden, was allerdings die Dicke der Schnitte verhindert haben mag. Nach hinten zu mündet dieses Ausführkanälchen natürlich in den Supraorbitalraum (*Sor*). Obwohl nur ein einziger solcher Ausführporus aufgefunden werden konnte, so geht doch mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit hervor, daß die Ausführkanälchen der Kopfkanäle der Macruriden innerhalb der Kanäle verlaufen, während sie dem Canalis lateralis dieser und den Seitenkanälen anderer Fische außen anhängen.

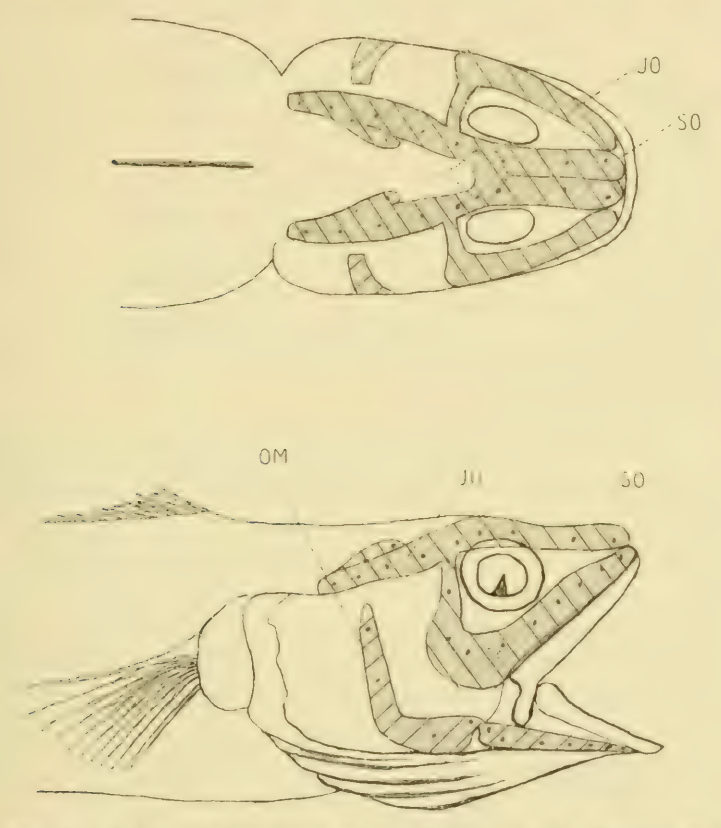
Bathygadus longifilis: Goode & Bean.

Stat. 252. Tr. 1019 m. 25. III. 27 cm.

Aus der einschlägigen Literatur erhalte ich über das Seitenkanalsystem dieses äußerst interessanten Fisches wiederum nur

dürftige Auskunft. Goode and Bean (1896), Alcock (1899) und Brauer (1906) machen nur einige Angaben über den Rumpfseitenkanal.

Das Kopfkanalsystem dieses Macruriden (Textfig. 31) fällt sofort wegen der geringen Größenverhältnisse auf. So besitzt der Supraorbitalkanal über dem Bulbus oculi nur eine Weite von



Textfig. 31. Bathygadus longifilis. Seitenkanäle des Kopfes. Nat. Gr. *JO, SO, OM.*

3 mm. In allen Kanälen fehlt Pigment fast völlig. Das gesamte Kopfkanalsystem schließt sich im Prinzip an M. Petersoni an, jedoch muß ich einige charakteristische Unterschiede hervorheben. Der Supra- wie der Infraorbitalkanal sind vorn blind geschlossen. Der erstere bildet mit demjenigen der anderen Kopfseite einen Supraorbitalraum und mündet auf dem Postfrontale in den Infraorbitalkanal. Eine M. transversus II ist bei Bathygadus nicht aus-

gebildet. Der Infraorbitalkanal zeigt keine besonderen Abweichungen, wohl aber der Operculo-Mandibularkanal. Er verläuft über den Unterkiefer und setzt sich dann in der üblichen Weise über das Praeoperculum fort. Der vordere Abschnitt des Opercularkanals kommt aber nicht in die Nähe des Infraorbitalkanals zu liegen, wie es doch bisher bei allen untersuchten Macruriden der Fall war, sondern der Operculo-Mandibularkanal läuft in einer Entfernung von 3 mm am Infraorbitalkanal vorbei. Daher ist auch M. transversa III oder eine knöcherne Scheidewand zwischen beiden Kanalpartien vollkommen überflüssig geworden. Sonderbarerweise sind also keinerlei Membranen im Kopfkanalsystem von Bathygadus longifilis entwickelt.

Wiederum zähle ich insgesamt 33 Nervenendhügel auf jeder Seite des Kopfes. Sinneshügel E_5 des Supraorbitalkanals ist normal entwickelt, da ja M. transversa II nicht vorhanden ist. Alle Sinneshügel sind äußerst klein und an dem 27 cm großen Macruriden mit bloßem Auge nur unter besonderer Mühe wahrzunehmen. Die Länge von E_{11} des Scapularkanals ist 2,10 mm, die Breite beträgt 1,5 mm.

Rumpfseitenkanal. Auch der Canalis lateralis von Bathygadus longifilis bietet gegenüber den bisher behandelten Macruriden einige Abweichungen dar. Ebenso wie Brauer (1906, p. 271) finde ich sechs Schuppenreihen zwischen erster Rückenflosse und Seitenlinie vor. Leider war mir nur eine makroskopische Untersuchung dieses Rumpfseitenkanals möglich, da an dem zur anatomischen Untersuchung ausgelieferten Exemplar keine einzige Schuppe mehr vorhanden war. Auch alle übrigen Fische dieser Art, welche ich auf die Rumpfseitenlinie hin untersuchte, zeigten mit Ausnahme eines einzigen den gleichen Defekt. Dieses stammt von Stat. 252 aus 1019 m Tiefe und ist 31 cm lang. Der Rumpfkanal der mittleren Körperregion ist erhalten geblieben.

Bei Brauer (1906, Taf. XII) findet sich eine farbenprächtige Abbildung von Bathygadus longifilis, aber die dort eingezeichnete Rumpfseitenlinie deckt sich nicht mit den von mir gemachten Befunden. Jede Schuppe der Seitenlinie ist mit einem Ausführporus versehen, welche samt und sonders in ventraler Richtung abzweigen, auch der allgemeine Verlauf der Seitenlinie ist nicht ganz der Natur entsprechend gezeichnet.

Der Canalis lateralis von Bathygadus longifilis weicht in seinem Verlauf und in seinen Charakterzügen bedeutend von allen

übrigen untersuchten Macruriden ab. Er erstreckt sich als Fortsetzung des Scapularkanals nach hinten und wendet sich fast auf der Mitte des gesamten Tieres sehr schroff ventralwärts. Auf der Bauchseite beschreibt er dann eine ebenso scharfe Kurve rückwärts, um schließlich geradlinig nach hinten zu verlaufen.

Auch in bezug auf Anordnung und Gestalt der Ausführkanälchen steht Bathygadus longifilis im Gegensatz zu den anderen Macruriden. Sie sind mit bloßem Auge gerade noch wahrnehmbar und stellen unvermittelt endende, ein wenig nach hinten gerichtete Zylinderchen von 0,2 mm Länge dar. Meist kommt auf jede zweite Schuppe ein Ausführkanälchen zu liegen. Eine Metamerie in der Anordnung der Seitenlinie besteht aber keineswegs bei der vorliegenden Art. Vor allem muß ich eines abweichenden Verhaltens Erwähnung tun: die Ausführkanälchen münden nicht regelmäßig ventral nach außen, sondern zweigen teils in ventraler, teils in dorsaler Richtung vom Canalis lateralis ab. Dabei wechseln nicht einzelne Kanälchen regelmäßig nacheinander ihre Stellung, sondern meist sind mehrere aufeinanderfolgende nach der gleichen Seite gerichtet. So beobachtete ich im vorderen Abschnitt des Seitenkanalfragmentes eine Gruppe von vier Ausführporen ventral abgezweigt. An der Biegung des Lateralkanals nach unten liegt ein solches Ausführkanälchen direkt horizontal.

II. Gehirn und peripheres Nervensystem von Macrurus cavernosus, sowie einige Studien am Kopfskelett mehrerer Macruriden.

1. Das Gehirn und seine Anhangsgebilde.

Bevor ich an die vorigen Betrachtungen einen allgemein vergleichenden Abschnitt anschließe, sollen zuvor die Ergebnisse über Gehirn und peripheres Nervensystem von M. cavernosus deshalb noch wiedergegeben werden, weil sie in der vergleichenden Betrachtung mit herangezogen werden sollen.

Bisher sind erst drei Arbeiten erschienen, welche sich eingehender mit der Untersuchung von Tiefseefischgehirnen befassen. Als erste erwähne ich die Arbeit von Handrick (1901) über Argyropelecus hemigymnus. Sodann beschäftigt sich Gierse (1904) mit Cyclothone acclinidens. Endlich seien die Untersuchungen Tro-

JANS (1906) angeführt, welche über Leucicorus lusciosus, Mixonus caudalis und Bassozetus nasus handeln.

Die veränderten biologischen Verhältnisse der Tiefsee haben natürlich beträchtlichen Einfluß auf die äußere und innere Gestalt des Gehirns der Macruriden und aller Tiefseefische ausgeübt. Einzelne Hirnabschnitte mußten sich infolge des erhöhten Gebrauches der zugehörigen Organe bedeutend vergrößern, worauf auch HANDRICK (1901, p. 6) besonders aufmerksam macht. Sodann verursachten die großen Augen von M. cavernosus, dessen Gehirn im folgenden eine eingehende Betrachtung zuteil werden soll, eine Zusammenschiebung der vorderen Hirnpartien. Außerdem beeinflußte die gewaltige Entwicklung der Gehörorgane die Gestaltung der hinteren Hirnhälfte beträchtlich. Die über die einzelnen Hirnabschnitte erhaltenen Resultate ergaben sich teils aus der mikroskopischen Untersuchung der öfter erwähnten Kopfserie, teils aus der makroskopischen Betrachtung des Gehirns des 17 cm langen Exemplars.

Das Vorderhirn. (Telencephalon, Prosencephalon, Hemisphären, sekundäres Vorderhin (Taf. I und II, Fig. 27 *VH*). Die Teile des Vorderhirns sind Pallium, Corpora striata und Lobi olfactorii. Schon GOTTSCHE (1835, p. 450) kannte die einfache Epithelschicht, woraus ersteres besteht. Er schildert es als eine „eigentümliche Haut", welche den Lobus olfactorius einhüllt und mit Flüssigkeit erfüllt ist. Aber erst RABL-RÜCKHARD (1885, p. 537) kommt das große Verdienst zu, es als Homologon der Großhirnrinde erklärt zu haben. Die Corpora striata (Fig. 27 *Cst*) gehen nach vorn zu in die Lobi olfactorii (Taf. I und II *Lol*) über.

Die Riechlappen von M. cavernosus, aus denen nach vorne zu die Nervi olfactorii hervorgehen, liegen dicht vor und unter den Hemisphären. Es liegen also nach RABL-RÜCKHARD (1883, p. 297) keine „gestielten" Lobi olfactorii, welche „dicht oder ziemlich dicht an der Nasenhöhle liegen und mit den übrigen Teilen des Gehirns durch lange Tractus olfactorii verbunden sind" (MALME, 1891, p. 5), sondern sitzende Riechlappen vor. Demzufolge ist M. cavernosus in bezug auf Bau des Vorderhirns als zum Salmonidtypus gehörig zu betrachten. Auch MALME (l. c. p. 33) macht genau dieselbe Beobachtung an einem anderen Macruriden: „Den Gadiden schließt sich aufs engste Macrurus tachyrhynchus Risso (III, 43) an. Der hauptsächlichste Unterschied ist in der Lage der Riechlappen zu suchen. Diese gehören dem Salmonidtypus an." Daher liegt die Schlußfolgerung nahe, daß alle Macru-

riden in ihrem Verhalten zum Vorderhirn den Salmonidtypus verkörpern.

Das Zwischenhirn (Diencephalon, Thalamencephalon, Lobus opticus, primäres Vorderhirn). Makroskopisch ist das Zwischenhirn so gut wie nicht sichtbar, da es geradezu zwischen Telencephalon und Mesencephalon eingekeilt erscheint. Seine vordere Grenze stellt der Plexus chorioideus dar, welcher bei M. cavernosus normal entwickelt ist. Dieser erreicht außerordentliche Dimensionen bei Leucicorus lusciosus, wo er sich über den Ventriculus tertius und auch z. T. über den Ventriculus communis erstreckt (Trojan, l. c. p. 225). Beim Karpfen und Barsch dagegen ist er unvollkommen (Rabl-Rückhard, 1883, p. 291).

Charakteristisch für das Zwischenhirn sind die Gangliae habenulae, die Haubenganglien, ebenso die Epiphyse, welch letztere aber bei M. cavernosus nicht besonders hervortritt.

Die Lobi laterales (Taf. II *Ll*) liegen dicht vor und unter den Lobi optici. Handrick (1901, p. 8) ist der Ansicht, „daß der Lobus lateralis ein Gebilde sui generis ist, ein Produkt der Volumenzunahme der im Thalamus befindlichen Sehzentren, infolge der exzessiven Ausbildung der Augen". Obwohl diese Anschauung von Gierse (l. c. p. 29) verworfen wird, so schließe ich mich ihr trotzdem an, da einmal bei M. cavernosus ganz gut entwickelte Lobi laterales vorhanden sind, andererseits Augen und Nervi optici sehr ansehnliche Dimensionen besitzen.

Das Infundibulum (Taf. II *If*) bildet den Basalabschnitt des Zwischenhirns. Nach vorn und unten zu ist es stark verjüngt und trägt an seiner Unterseite die Hypophysis (Taf. I u. II *Hyp*), welche in die Pituitargrube hineinragt. Ein Hypophysenstiel ist so gut wie nicht vorhanden, sodaß ich also gerade das Gegenteil von einer Hypophysis pedunculata vor mir habe, wie Gottsche (1885, p. 433) die langgestielte Hypophyse bei Lophius piscatorius und Clupea alosa bezeichnet. Hypophysen mit äußerst langen Stielen besitzen auch Cyclothone (Gierse, l. c. p. 32) und Mixonus caudalis (Trojan, 1906, p. 240). Der sogenannte Hypophysenstiel von M. cavernosus ist nicht hohl, da das Infundibulum bis in seinen untersten Abschnitt eine solide Hirnmasse darstellt. Das Hypophysenorgan befindet sich in einem sackartigen Gebilde, welches sich nach hinten zu erweitert und zum Saccus vasculosus wird (Taf. I und II *Sv*). Gottsche (p. 436) liefert eine ganz ähnliche Schilderung: „Die Hypophysis ist ein fester Körper, die Pseudohypophysis ist ein gefäßreicher Sack, durchsichtig." „Diese zweite

Hypophysis ist Cuviers Saccus vasculosus.“ Diese sogenannte Infundibulardrüse (Malme, l. c. p. 18) zieht sich auf der Unterseite des Infundibulums nach hinten, teilweise in den Zwischenraum zu liegen kommend, welcher durch das Auseinanderweichen der Lobi inferiores gebildet wird (Taf. I und II *Li*). Letztere stellen ansehnliche Gebilde von ovaler rundlicher Gestalt dar. Sie liegen als einziger Teil des Zwischenhirns auf der Schädelbasis auf.

Das Mittelhirn (Mesencephalon, Corpora bigemina) (*NH*). Die einzelnen Teile des Mittelhirns sind die Pedunculi cerebri, welche sich vom Vorderhirn bis zum Mesencephalon erstrecken und dessen Basalabschnitt darstellen, sodann der Torus longitudinalis, die Tori semicirculares und die Lobi optici (Taf. II *Lop.*) Vor allem erregen die letzteren das höchste Interesse. Malme (l. c. p. 10) schreibt: „Nach Gottsche bedingen kleine Augen kleine Lobi optici: die Größe der ersteren würde in direktem Verhältnis zur Größe der letzteren stehen. Wenn auch dieses bei einzelnen Fischen der Fall ist — z. B. Lota vulgaris und Anguilla vulgaris — kann es doch nicht als ein allgemeines Gesetz aufgestellt werden.“ Als Gegenbeispiel führt er Sebastes viviparus und Ammodytes tobianus an.

Bei der Betrachtung eines Macruridenhirns fällt jedenfalls die Größe der Lobi optici merklich auf. Da zugleich gewaltige Nervi optici sehr große Augen innervieren, so liegt in M. cavernosus wiederum ein Beispiel vor, welches für die Richtigkeit der Gottscheschen Regel spricht.

Hier sei auf die Homologien der Corpora bigemina mit den C. quadrigemina hingewiesen. Dem Lobus opticus der höheren Tiere entspricht nicht das, was man hier bei Fischen L. opticus nennt. Die Fasern des L. opticus greifen bei Fischen in die C. bigemina über: daher die Benennung L. opticus.

Eine weitere Eigentümlichkeit zeigt sich noch an den Corpora bigemina von M. cavernosus. Relativ am größten erscheint der Lobus opticus bei dem nur 7,5 cm messenden Exemplar, indem er in seiner ganzen Breite bis an das Dach des Schädels hinaufreicht. Dies gilt nicht für den 17 cm langen M. cavernosus. Auch machen hier die Lobi optici den Eindruck, als ob sie an Größe relativ zurückgetreten wären. Diese Erscheinung würde völlig mit der obigen Regel harmonieren. Ist es doch eine bekannte Tatsache, daß kleine, d. h. jugendliche Macruriden relativ große Augen aufweisen und früher infolgedessen Vertreter einer Art als verschiedene Spezies beschrieben wurden. Diese großen Augen bedingen dann gleich

bei der ersten Anlage des Gehirns große Lobi optici, welche dann beide bei der weiteren Entwicklung des Fisches nicht in dem Maße weiterwachsen, wie die übrigen Teile des Körpers.

Sonderbarerweise wird die GOTTSCHEsche Regel außer von GIERSE (p. 33) auch von TROJAN negiert. Dieser schreibt (p. 230): „Es ist klar, daß auch ich auf die Seite der zwei letzten Autoren (MALME und GIERSE) treten muß, nachdem Leucicorus so unansehnliche Loben bei großen Augen zeigt." GARMAN (1899, p. 140) hält die Augen von Leucicorus lusciosus für Leuchtorgane und bezeichnet diesen als blinden Tiefseefisch. In der Tat macht die von LENDENFELD (1905, Taf. III) gegebene Abbildung dieses Fisches einen ähnlichen Eindruck. TROJAN (p. 221) stellt aber durch seine histologischen Untersuchungen fest, daß die Augen von Leucicorus lusciosus tatsächlich der Lichtperzeption dienen. Da die Nervi optici aber sehr schwach sind und die Sehherde sehr klein, so will dieser Forscher nicht entscheiden, ob das Sehvermögen ein besonders gutes ist. Zweifellos deuten schwache Sehnerven daraufhin, daß die Augen nur wenig verwandt werden. Dann geht aber deutlich hervor, daß der Schluß TROJANS unrichtig ist. Gerade im Gegenteil müssen große Augen, welche halb oder vielleicht schon gänzlich außer Funktion gesetzt sind, kleine Lobi optici bedingen. Das Gehirn von Leucicorus lusciosus würde danach also geradezu ein typisches Beispiel für die GOTTSCHEsche Regel liefern.

Das Hinterhirn (Metencephalon, Cerebellum, Kleinhirn, sekundäres Hinterhirn) (Taf. II *HH*). Dieser Hirnabschnitt ist, wie bei allen Fischen, so auch bei M. cavernosus sehr voluminös gestaltet. Er stellt ein sogenanntes Cerebellum trilobatum dar (GOTTSCHE, 1835, p. 462), insofern dieses Hinterhirn aus einem Stammteil und zwei ihm seitlich anhängenden Seitenteilen besteht. Jener ist von konischer Gestalt, ragt ziemlich senkrecht empor und legt sich etwas nach vorn, die Lobi optici ein wenig überragend. Das Cerebellum des kleineren M. cavernosus ragt ebenso wie das Sehzentrum hinauf bis zum Schädeldach, was hingegen nicht bei dem 17 cm langen Exemplar der Fall ist. Dieses verschiedene Verhalten finde ich bei MALME (l. c. p. 4) begründet: „Was sich später verändert, ist die Größe desselben in Beziehung zum Schädel. Bei jüngeren Fischen füllt das Gehirn die Schädelhöhle fast ganz und gar aus." Sonach habe ich den 7,5 cm langen Fisch als ein noch nicht völlig entwickeltes Individuum aufzufassen. Bei einem ziemlich großen Exemplar von M. flabellispinis wurde beobachtet, daß das Cerebellum stark nach hinten gekrümmt

war und demgemäß eine an Gadus erinnernde Eigentümlichkeit aufwies.

Die seitlichen Anhänge, genannt Lobi laterales des Cerebellums (Taf. II *Llc*), stehen im innigsten Zusammenhang mit dem Stammteil und bestehen aus feinsten Ganglienzellen. Bei dem kleineren Exemplar treten sie nicht so energisch hervor, wie bei dem mit der Lupe untersuchten Gehirn des größeren Fisches. Dies ist sicherlich wieder ein Hinweis darauf, daß in dem kleineren M. cavernosus ein noch nicht völlig entwickeltes Tier vorliegt. Sehr wahrscheinlich stellen die Seitenanhänge des Kleinhirns den Sitz der Seitenorganzentren im Gehirn dar. Johnston (1910, p. 98) spricht sich in ganz der gleichen Weise aus. Sollte schließlich ihre verlangsamte Entwicklung eventuell auch damit ihre Erklärung finden, daß die stark erweiterten Seitensinnesorgane der Macruriden eine Neuerwerbung darstellen?

Als besonderer Abschnitt des Hinterhirns ist noch die Valvula cerebelli zu erwähnen, die nach Haller (1898, p. 512) für das Teleostiergehirn charakteristisch ist.

Das Nachhirn (Myelencephalon, Medulla oblongata, verlängertes Mark) (Taf. I und II *NH*) mit seinem Ventriculus quartus zeigt beiderseits wohlentwickelte Lobi posteriores (*Lp*), welche dicht hinter dem Stammteil des Cerebellums beginnen und bis ins Vagusgebiet zurückreichen. Ich kann ebenso wie Handrick (l. c. p. 10) bestätigen, daß sie mit ihren mesialen Flächen verschmelzen und die Rautengrube völlig verdecken.

Fassen wir kurz die charakteristischen Merkmale am Gehirn von M. cavernosus zusammen, so ist zunächst zu betonen, daß alle bei anderen Fischen vorkommenden Hirnabschnitte wohl entwickelt sind. Das Gehirn von M. cavernosus gehört im Gegensatz zu Gadus, bei welchem eine Angliederung an den Cyprinidtypus stattfindet, zum Salmonidtypus. Die Lobi optici oder Corpora bigemina heben sich als besonders wohl entwickelt heraus. Durch die Ausbildung starker Nervi optici und großer Sehorgane erklärt sich nach der Gottscheschen Regel die ansehnliche Entwicklung der Corpora bigemina. Das Kleinhirn stellt ein sogenanntes Cerebellum trilobatum dar. Der Stammteil ragt im Gegensatz zu Gadus und Macrurus flabellispinis senkrecht empor, die Lobi laterales sind gut entwickelt und stellen wahrscheinlich den Sitz der Seitensinnesorgane dar. Überhaupt ist das Gehirn ebenso wie das Auge nach Chuns Anschauung ein Spiegel der gesamten biologischen Verhältnisse des betreffenden Tieres, wie man aus

den wohlentwickelten Lobi optici im Gegensatz zu Leucicorus lusciosus und aus der voluminösen Entfaltung des Cerebellums mit seinen Seitenlappen wohl erkennen kann. Daher dürfte es auch ziemlich zwecklos sein, ein ichthyologisches System nach der Beschaffenheit des Gehirns aufzustellen, wie es z. B. MAYER (1864) getan hat. Weichen doch die beiden äußerst nahestehenden Anacanthinenfamilien die Macruriden und Gadiden in mehreren wichtigen Charakteren des Gehirns bedeutend voneinander ab, und zeigt doch das Kleinhirn sogar bei ein und derselben Familie, den Macruriden, verschiedene Gestalt.

2. Das periphere Nervensystem.

Der Nervus olfactorius I (Taf. II *ol*). Der Riechnerv verläßt den Lobus olfactorius als relativ sehr dünner Nerv und verläuft median gelagert unter dem Schädeldach nach vorn, wobei die Nervenstränge anfänglich äußerst dicht nebeneinander zu liegen kommen. Weiter vorn treten sie auseinander und beschreiben schließlich einen rechten Winkel nach außen, um die Riechschleimhaut der Nase zu innervieren.

Nervus opticus II (Taf. I und II, Fig. 27 *op*). Der Sehnerv ist, wie dies die großen Sehorgane von M. cavernosus erwarten lassen, sehr stark entwickelt. Nach dem Verlassen des Gehirns bilden die beiden mächtigen Nervenstämme sofort das übliche Chiasma nervorum opticorum, wenden sich plötzlich senkrecht nach unten und durchsetzen die häutige Schädelwand in der Region der Pituitargrube.

Nervus oculomotorius III (Taf. II *oc*). Alle drei Augenmuskelnerven konnten trotz ihrer Feinheit verfolgt werden. Vor allem bereitete das Auffinden des N. trochlearis und N. abducens ziemliche Mühe, da beide äußerst schwache Nervenfädchen darstellen. Bedeutend kräftiger ist der N. oculomotorius, welcher ungefähr die fünffache Stärke der beiden obigen Nerven besitzt, wie dies bereits mehrere Forscher, z. B. STANNIUS (1849, p. 18), betonten, und was einfach damit zusammenhängt, daß er anstatt bloß einen oder zwei Muskeln wie jene deren vier zu innervieren hat.

Der N. oculomotorius entspringt aus dem mittleren Abschnitt des Pedunculus cerebri, dicht hinter den Lobi inferiores. Er streift bei seinem Verlauf nach vorn das Ganglion Gasseri (Taf. I und II *Ggs*), geht durch die Pituitargrube hindurch und durchsetzt in lateraler Richtung die die Schädelhöhle bildende fibröse Membran.

Er zeigt so ganz gleiches Verhalten wie bei Cottus, Cyclopterus. Esox und vor allem Gadus (Stannius, l. c. p. 16). Weiter vorn nimmt er einen von oben kommenden, aus dem Facialiskomplex stammenden sympathischen Nervenzweig auf, um gleich danach ein Ästchen durch das darunterliegende Ciliarganglion (*Glc*) hindurch an den Musculus rectus superior abzugeben. Der Hauptast des N. oculomotorius verläuft über der Carotis weiter nach vorn, gibt einen Zweig an den Bulbus oculi ab und innerviert schließlich den M. rectus internus und M. obliquus inferior. Auch liefert er einen Zweig an den M. rectus inferior.

Die Ciliarnerven. Der N. oculomotorius steht in enger Beziehung zum Ciliarnervensystem, weshalb es gleich an dieser Stelle abgehandelt werden soll. Bei M. cavernosus verläßt ein Ramus ciliaris brevis (Taf. II *Rcb.*) das vorderste Ganglion sympathicum (Gsy_1). verläuft unter dem N. oculomotorius nach vorn und bildet das Ganglion ciliare (*Glc*), welches sich durch besonders kleine Ganglienzellen auszeichnet. Eine zweite Wurzel zweigt sich, wie schon dargelegt, vom Trigemino-Facialiskomplex ab, verläuft nach oben vorn, kommt eine kurze Strecke mit dem Oculomotorius zusammenzuliegen und gelangt zum Ganglion ciliare. Der Ciliarnerv verläßt letzteres als Ramus ciliaris longus (*Rcl*) und verläuft weiter nach vorn zum Bulbus oculi. Die hier vorgefundenen Verhältnisse stimmen so ziemlich mit den von Stannius (1849. p. 39) an Gadus gemachten Beobachtungen überein.

Nervus trochlearis IV (Taf. II *tr*). Dieser Nerv löst sich etwas weiter kaudalwärts als der N. oculomotorius hoch über dem hinteren Ende der Lobi inferiores vom Mittelhirn ab und verläuft immer dicht am Ganglion geniculi entlang nach vorn unten. Er kommt dicht unter den R. ophthalmicus profundus V zu liegen und befindet sich stets in derselben Höhe über dem N. opticus. Letzteren kreuzt er schließlich und innerviert den M. obliquus internus. Dieser Hirnnerv ließ sich nicht ganz bis zum Eintritt in den Muskel verfolgen, ich beobachtete ihn aber in nächster Nähe des letzteren und fand ein äußerst kleines Ganglion nervi trochlearis vor, welches Gierse (1904, p. 46) und Handrick (1901. p. 12) gleichfalls konstatieren. Gegenbaur (1889. p. 802) bemerkt zum N. trochlearis: „Er ist vielmehr als ein aus dem Trigeminus (Trig. II) gelöster Teil zu betrachten, welcher Selbständigkeit gewonnen hat. Die Abspaltung vom Trigeminus ist bei Acanthias ontogenetisch nachgewiesen."

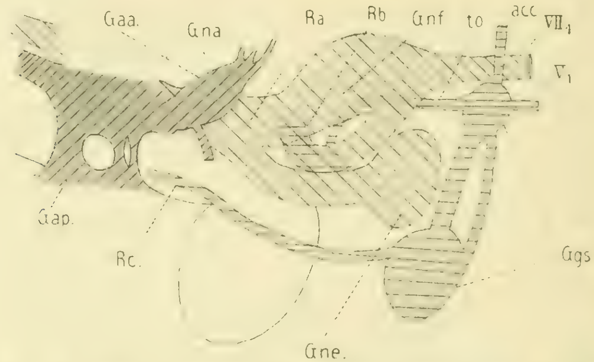
Nervus abducens VI (Taf. I und II *ab*). Dieser ebenfalls äußerst feine Nerv tritt sehr weit hinten, an der Basis der Medulla oblongata, nahe der Medianebene, aus dem Gehirn hervor. Nach vorn zu schmiegt er sich seitlich eng an die Lobi inferiores an und kommt so direkt unter den N. oculomotorius zu liegen. Sein weiterer Verlauf zu beiden Seiten des Kopfes ist bei M. cavernosus ein verschiedener. Auf der einen Seite vereinigt er sich mit dem untersten Abschnitt des Ganglion Gasseri und löst sich vollkommen darin auf. Nach dem Verlassen des Ganglions durchsetzt er die Pituitargrube und vereinigt sich mit dem Ganglion sympathicum I (Taf. I und II *Gsy* I).

Der N. abducens der anderen Kopfseite geht nach dem Verlassen des Gehirns sofort in die Tiefe, verläuft unter dem Ganglion Gasseri nach vorn, ohne dieses je zu berühren, und erreicht das Ganglion sympathicum I, worin er dicht neben den R. palatinus nervi facialis zu liegen kommt. Eine Verschmelzung der beiden findet aber nicht statt, wie es GIERSE (1904, p. 47) für Cyclothone angibt. Nach dem Verlassen des Ganglion sympathicum wendet sich der N. abducens sofort seitlich und abwärts, um den M. rectus externus zu innervieren. GIERSE (1904, p. 47) sowie HANDRICK (1901, p. 12) konstatieren ebenfalls enge Lagebeziehung des N. abducens zum Ganglion trigemino-facialis. GEGENBAUR (1898, p. 802) schreibt: „Es scheint eine selbständig gewordene Portion einer reinen Wurzel des Trigeminus oder des Facialis zu sein, deren erste Zustände unbekannt sind. Im Verlauf kann der Nerv Beziehung zum Trigeminus erlangen, indem er sich dessen Ganglion anlegt, auch dem ersten Trigeminusaste beigeschlossen sich zeigt (Protopterus, Amphibien).“ Wenn auch nicht allgemein gültig der N. abducens bei M. cavernosus nur auf einer Seite das Ganglion Gasseri durchsetzt, so deutet dies doch darauf hin, daß bei Macruriden enge Beziehungen zwischen diesem Nerven und dem Ganglion bestanden haben müssen.

Die Trigemino-Acustico-Facialisgruppe.

Die Nervenwurzeln des Trigemino-Acustico-Facialiskomplexes sind bei M. cavernosus verhältnismäßig dicht zusammengedrängt (Textfig. 32—34 und Taf. I und II). Manche liegen so eng beieinander, daß sie geradezu als einheitliche Wurzel angesprochen werden müssen.

Ich konstatiere zunächst eine mächtige Acusticuswurzel (*Rac*), welche ihren Ursprung unter den Lobi laterales des Cerebellums hat. Ihr hinterer Abschnitt verläßt die Medulla als breites, aber flaches, aus Ganglienzellen bestehendes Band, welches mehrfach geschlitzt ist (*Gap.*). Der vordere Wurzelabschnitt, welcher das eigentliche Ganglion acusticum (*Gaa*) liefert, ist aufs engste vereinigt mit der Facialiswurzel A (*Ra*). Diese gabelt sich sofort nach vorn zu und entsendet einen oberen, stärkeren Ast in den oberen Abschnitt der Facialisganglienmasse (*Gnf*), welch letztere mit dem sensorischen Gangliensystem Wiedersheims (1906, p. 282, Fig. 193 *A*, *Gm*, *Gb*, *Gos*) identisch ist. Sie hat die Aufgabe, die spezifischen Hautsinnesorgane des Kopfes mit Nervenfasern zu versorgen und soll in der vorliegenden Arbeit



Textfig. 32. M. cavernosus. Schematische Darstellung der Trig.-Acust.-Facialiswurzeln. Vergr. 20fach. *Gna* Ganglion acusticum; *Gap* hinterer Abschnitt, *Gaa* vorderer Abschnitt des Ganglion acusticum; *Gnf* Ganglion facialis; *Gne* Ganglion geniculi; *Ggs* Ganglion Gasseri; *Ra* Wurzel A des Trig.-Acust.-Facialiskomplexes; *Rb* Wurzel B des Trig.-Acust.-Facialiskomplexes; *Rc* Wurzel C des Trig.-Acust.-Facialiskompexes; *acc* R. lateralis accessorius.

Facialisganglion (*Gnf*) heißen. Die untere Hälfte der Wurzel A bildet das Ganglion geniculi, welches die untere Partie der gesamten Facialisganglionmasse darstellt und welchem die sensimotorischen Facialisäste entstammen (Textfig. 32 und Taf. I und II *Gne*).

Dicht vor dieser Wurzel A, auf gleicher Höhe mit ihr, verläßt eine zweite Wurzel B (*Rb*) die Medulla oblongata, verläuft basalwärts und darauf zwischen den beiden oben geschilderten Wurzelzweigen vorwärts. Sie gibt kurz nach ihrem Hervortreten aus dem Gehirn einen dünnen Zweig (*to*) ab, welcher dicht an der

oberen Partie der Facialiswurzel A emporsteigt, auf der einen Kopfseite sogar mit ihr völlig verschmilzt und dann in den noch näher zu schildernden, vorgeschobenen Abschnitt des Ganglion Gasseri (*Ggs* Textfig. 32 und Taf. I und II) eintritt. Die Hauptportion der Wurzel B liefert mit dem oberen Ast der Wurzel A zusammen das Facialisganglion (*Gnf*).

Eine dritte Wurzel C (*Rc*) verläßt die Medulla am weitesten kaudalwärts, direkt unter dem hinteren Ende der Acusticuswurzel. Sie nimmt ihren Weg nach unten vorn und bildet schließlich den Hauptabschnitt des Ganglion Gasseri (*Ggs*). Letzteres erstreckt einen mächtig in die Länge gezogenen Abschnitt nach vorn oben, wo es den schon geschilderten Zweig (*to*) der Wurzel B aufnimmt.

Demnach finden sich insgesamt drei Trigemino-Facialiswurzeln bei M. cavernosus. Wurzel A trägt reinen Facialischarakter, Wurzel *B* enthält sowohl Facialis- wie Trigeminusfasern und Wurzel C stellt eine reine Wurzel des Trigeminus dar. Über die Anzahl der Wurzeln des Trigemino-Facialiskomplexes schreibt Stannius (1849, p. 22): „Bereits in früheren Arbeiten habe ich darauf hingewiesen, daß den Fischen eine größere Anzahl von Wurzeln für unseren Nervenkomplex zukömmt, und ich muß es hier wiederholen, daß die Zahl der Wurzeln gewöhnlich auf vier oder fünf sich beläuft, und nur selten — wegen engeren Zusammenrückens gewisser Elemente — auf drei sich reduziert." Demnach muß auch ich für M. cavernosus annehmen, daß Wurzel A oder auch B aus zwei Wurzeln zusammengesetzt sind. Gierse (p. 47 l. c.) konstatiert sonderbarerweise für das gesamte Acustico-Trigemino-Facialisgebiet von Cyclothone nur zwei Wurzelpartien. Ganz eigentümlich muten mich aber die von Hadnrick (l. c. p. 12, Taf. II) dargestellten Verhältnisse an. Er schreibt: „Alle drei Nerven entspringen bei Argyropelecus mit einer gemeinsamen, bandförmigen, breiten Wurzel aus den Seitenteilen des vorderen Abschnittes der Medulla oblongata." Diese ist geschlitzt und gewährt demnach einen ähnlichen Anblick wie die hintere Acusticuspartie von M. cavernosus. Das Zusammenrücken und Verschmelzen von Nervenwurzeln führt Sagemehl (1891, p. 559 Anm.) auf die gewaltige Ausbildung der Gehörapparate zurück. Bonsdorff (1846, p. 8) unterscheidet bei Gadus Lota vier Nervenwurzeln im Trigeminusgebiet, die sich indessen nicht direkt mit denen bei M. cavernosus identifizieren lassen. Bei diesem Fische passieren nicht alle Trigeminuswurzeln das Ganglion Gasseri. Vor allem hat der R. ophthalmicus profundus mit letzterem nichts zu tun.

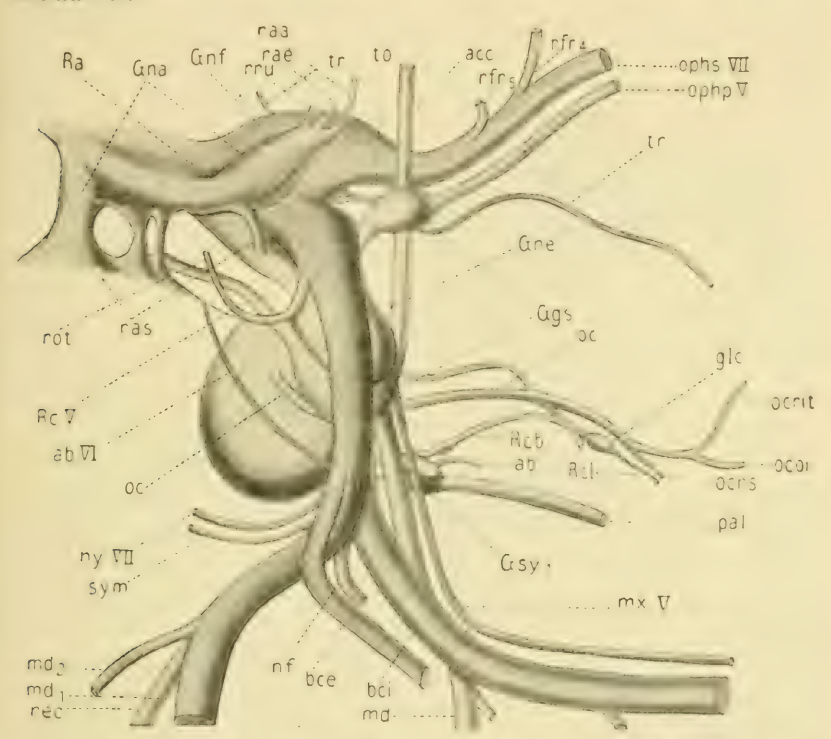
Die von diesen Nervenwurzeln gebildeten Ganglienmassen liegen, abgesehen vom Ganglion sympathicum I, innerhalb der Schädelhöhle.

Das Trigemino-Facialisganglion zerfällt in drei große Abschnitte, welche man verhältnismäßig bequem auseinanderhalten kann. Zu oberst liegt das Facialisganglion (Textfig. 32 und Taf. I und II *Gnf*), welches dadurch scharf gekennzeichnet ist, daß aus ihm der R. ophthalmicus superficialis hervorgeht. Außerdem entstammen der R. buccalis und der R. mandibularis externus diesem Nervenknoten. In engstem Zusammenhang damit, etwas tiefer gelegen, steht das Ganglion geniculi (*Gne.*), aus welchem die sensi-motorischen Äste des N. facialis ihren Ursprung nehmen. Endlich befindet sich ganz zu unterst das Ganglion Gasseri seu semilunare, welches fast bis zur Schädelbasis hinabreicht und, abgesehen von den üblichen drei Trigeminusästen, noch einen R. recurrens nervi trigemini seu lateralis accessorius liefert.

Über den eben geschilderten Ganglienkomplex äußert sich Wiedersheim (1906, p. 286) wie folgt: „Bei anderen Fischen (Chimaera, Polypterus, Lepidosteus, Gadiden u. a.), vor allem aber bei ungeschwänzten Amphibien, geht der Facialis mit dem Trigeminus so enge Lagebeziehungen bzw. Verwachsungen ein, daß die betreffenden Ganglien zu einem Ganglion verschmelzen. Mit anderen Worten: es werden die Elemente der ursprünglichen Facialisganglien vom Ganglion semilunare (Gasseri) mehr oder weniger, aber auch völlig assimiliert, so daß man das ursprüngliche Verhalten z. T. nur noch ontogenetisch, bzw. während der Larvenmetamorphose (Amphibien) nachweisen kann. In solchen Fällen gelingt es nur schwer, über die oft sehr verwickelten Beziehungen zwischen beiden Nervengebieten Aufschluß zu erhalten.“ Cole (1887, p. 133) äußert sich ganz ähnlich über das Trigemino-Facialisganglion. Er macht die Beobachtung, daß eine Unterscheidung der einzelnen Ganglienpartien bei Gadus überhaupt nur an jungen Exemplaren möglich ist. Stannius (1849, p. 20) und Gierse (l. c. p. 51) konstatieren ebenfalls innigste Verschmelzung des Facialis- und Trigeminusganglion.

Wenn auch die einzelnen Ganglienabschnitte bei M. cavernosus deutlicher voneinander geschieden sind als bei Cyclothone, wo sich die beiden Ganglien völlig miteinander vermischen, so muß ich doch ebenfalls stark bezweifeln, ob der überall angenommenen und auch von mir durchgeführten Scheidung eine reale Bedeutung zukommt. Vor allem ist auch bei der vorliegenden

Untersuchung zuweilen nicht zu erkennen, aus welchem der drei Nervenknoten dieser oder jener Trigeminus- oder Facialisast hervorgeht. Zur Illustration des eben Erwähnten mögen die Abbildungen (Textfig. 33, 34) dienen, wovon letztere die bei der Rekonstruktion aufgefundenen natürlichen Verhältnisse veranschaulicht.



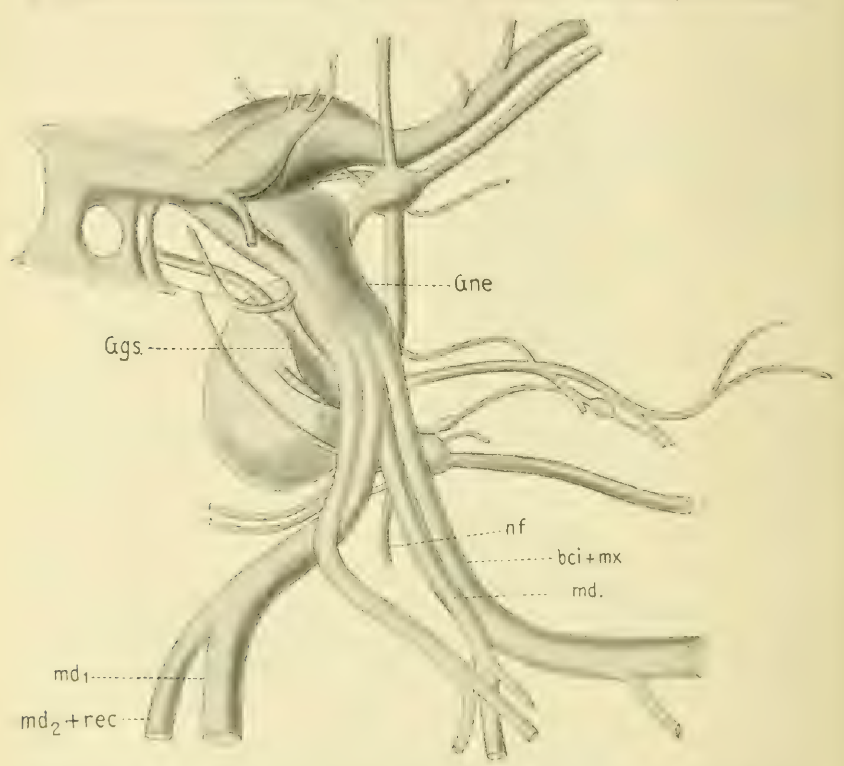
Textfig. 33. M. cavernosus. Trig.-Acust.-Facialiskomplex. Vergr. 30fach. Trigeminus- und Facialiselemente geschieden. *Gnf* Ganglion faciale; *Gne* Ganglion geniculi; *Ggs* Ganglion Gasseri; *Ra* Wurzel A; *Rc* Wurzel C; *md* R. mandibularis V; *mx* R. maxillaris V; *bce* R. buccalis externus VII; *bci* R. buccalis internus VII; md_1 R. mandib. ext. anterior VII; md_2 R. mandib. ext. posterior VII; *rec* R. recurrens nervi facialis. Bezeichnung der Nerven siehe auch Tafel I und II.

In engstem Konnex mit dem Trigemino-Facialisganglion steht auch das schon erwähnte Ganglion sympathicum I (*Gsy* I), welches etwas weiter vorn und, wie schon angedeutet, außerhalb der Schädelhöhle liegt. Es ist völlig in die Leitungsbahnen des Trigemino-Facialisgebietes eingeschaltet (s. u.).

Nervus trigeminus V. Als Zweige des N. trigeminus kommen bei M. cavernosus der R. ophthalmicus profundus (*ophp*),

der R. maxillaris (*mx*) und der R. mandibularis (*md*), außerdem ein R. recurrens nervi trigemini seu R. lateralis accessorius (*acc*) in Betracht.

Der R. ophthalmicus profundus (*ophp*) steht in engster Lagebeziehung zum R. ophthalmicus superficialis, worauf verschiedene Forscher, wie Stannius (1849, p. 36), Handrick (1901, p. 17), ebenfalls hinweisen. Nach dem Verlassen des Ganglion Gasseri



Textfig. 34. M. cavernosus. Trig.-Acust.-Facialiskomplex, in seiner natürlichen Beschaffenheit. Vergr. 30fach. *Gne* Ganglion geniculi; *Ggs* Ganglion Gasseri; *md* Mandibularis V; md_1 R. mandibularis externus anterior VII; md_2 R. mandibularis externus posterior VII; *rec* R. recurrens nervi facialis; *mx* R. maxillaris V; *bce* R. buccalis externus VII; *bci* R. buccalis internus VII.

zieht er dicht unter diesem Facialiszweig als einfacher Stamm über dem Auge nach vorn und ist bedeutend schwächer als sein Begleiter. Beide Nervenäste durchsetzen die Schädelkapsel durch eigene Foramina und verschmelzen danach für eine kurze Strecke vollkommen. Nach Wiedersheim (1906, p. 284) ist der R. ophthalmicus rein sensibel und hat mit Sinneshügeln der Seitenorgane nichts zu schaffen. Derselbe Autor bringt diesen Nerven in Ver-

bindung mit dem Ganglion ciliare. Er bezeichnet (p. 280) den N. oculomotorius und den N. opthalmicus profundus mit dem Ganglion ciliare als Nerven eines und zwar des ersten Metamers. JOHNSTON (1905, p. 258) betrachtet das Ciliarganglion im Gegensatz zu WIEDERSHEIM als „sympathetic ganglion of the segment anterior to the profundus".

Der R. maxillaris (Textfig. 32—34 und Taf. I und II *Mx*) ist gleichfalls ein sehr dünner Nervenzweig des N. trigeminus, wozu STANNIUS (1849, p. 42) übereinstimmend bemerkt: „Bei den Knochenfischen ist er beständig schwächer als der R. maxillaris inferior." Nach GIERSE (1904, p. 53) und HANDRICK (1901, p. 16) verläuft der zarte Trigeminusast zunächst zusammen mit dem R. maxillaris inferior seu R. mandibularis. Dies ist nicht der Fall bei M. cavernosus, sondern hier finde ich eine gewisse Annäherung an Gadus ausgeprägt, bei welchem nach STANNIUS (1849, p. 41) die drei Äste des N. trigeminus gesondert aus dem gangliösen Plexus hervorgehen. Allerdings ist der R. maxillaris superior (*Mx*) bei M. cavernosus zunächst eine ziemliche Strecke mit dem R. buccalis nervi facialis (*bc*) verschmolzen, mit welchem er weiter vorn eine nochmalige, enge Vereinigung eingeht. Die beiden Nervenstämme verlaufen nach dem Verlassen der Schädelkapsel gemeinschaftlich durch den Augenmuskelkanal nach vorn. Erst in der vordersten Kopfregion löst sich der R. maxillaris definitiv ab, um den Oberkiefer mit Nervenfasern zu versorgen.

Der R. maxillaris inferior seu mandibularis (*md*) verläßt das Ganglion Gasseri, wie schon angedeutet, vollkommen isoliert und ist entschieden der stärkste Trigeminusast, worauf STANNIUS (1849, p. 45) besonders hinweist. Er nimmt seinen Verlauf direkt ventralwärts und gibt mehrere Zweige an die Muskulatur ab, bevor er in den Unterkiefer eintritt. Das gleiche Verhalten dieses Nerven beobachten STANNIUS (1849, p. 45), HANDRICK (1901, p. 16), GIERSE (1904, p. 57). WIEDERSHEIM schreibt hierzu (p. 284): „Der III. Trigeminus (N. mandibularis) ist gemischter Natur und unterscheidet ebenfalls eine Portio motoria und eine sensible Portion, welche der Unterkieferspange entlang verläuft.

Der R. recurrens nervi trigemini seu R. lateralis accessorius (*acc*) endlich nimmt einen recht eigenartigen Verlauf. Er verläßt den basalen Teil des Ganglion Gasseri, steigt sofort senkrecht in die Höhe und durchsetzt die Mitte des vorgeschobenen Abschnittes des gleichen Ganglions. Darauf steigt dieser Nerv in der vordersten Gehörregion weiter empor und gelangt, allmählich nach hinten

umbiegend, durch die Wand der Schädelkapsel zwischen Frontale und Parietale nach außen. Über diesen Schädelknochen verläuft er nach hinten und gibt einen Zweig an die Epidermis des Kopfes ab. Bei seinem weiteren Verlauf berührt er die Extrascapula, das Suprascapulare und die Supraclavicula, die Knochen des Scapularkanals, auf dessen Basalwand er an größeren Macruriden makroskopisch gleichfalls bequem zu beobachten ist.

Dieser höchst interessante Nervenzweig wurde zuerst 1820 von Weber in seinem Werke über das Gehörorgan der Fische beschrieben. Daher wird er auch vielfach N. Weberi genannt, was z. B. von seiten Goronowitschs (1897, p. 27) geschieht, welcher ihn bei Lota vulgaris näher charakterisiert. Ebenfalls an Lota beschreibt ihn Bonsdorff (1846, p. 35) als R. lateralis des Trigeminus. Er verläuft dort über das Parietale, erhält eine Verstärkung durch einen Zweig des Vagus und innerviert die Flossen. Neben vielen anderen Autoren widmen sich vor allem Stannius (1849) und Cole (1897) einer eingehenden Untersuchung dieses Nerven. Jener bezeichnet ihn als R. recurrens trigemini et facialis, R. lateralis oder dorsaler Schädelhöhlenast. Cole dagegen wünscht als einheitliche Bezeichnung des vorliegenden Trigeminusastes R. lateralis accessorius eingeführt, welch letztere auch bei der vorliegenden Darstellung Verwendung finden soll.

Nach Stannius (1849, p. 50), ebenso nach Cole (1897, p. 176) besitzt der R. lateralis accessorius zwei Wurzeln. Jener schreibt: „Der Nerv entsteht aus dem Plexus der Wurzeln des N. trigeminus und N. facialis häufig mit zwei diskreten Schenkeln, wie z. B. bei Zoarces, bei den Gadoiden, bei Silurus.“ Dasselbe ist auch bei M. cavernosus der Fall, wenn der Trigeminusabschnitt der Wurzel B (*to*) als spezifische Wurzel des R. lateralis accessorius aufgefaßt wird. Auch ist man dann schließlich berechtigt, den vorgeschobenen Abschnitt des Ganglion Gasseri als Ganglion dieses Nervenastes zu betrachten. Die beiden von Cole bei Gadus beschriebenen Wurzeln sind aber sicherlich nicht mit denen bei M. cavernosus identisch, denn dieser Autor spricht von einer „vagal-root“, welche sich vom Nervus vagus ablösen soll. Der R. lateralis accessorius meines Macruriden kommt bei seinem Verlauf durch den Scapularkanal in allernächste Nähe eines Ästchens des R. lateralis nervi vagi zu liegen, sodaß ich beinahe an eine Kommunikation des letzteren mit dem R. lateralis accessorius geglaubt hätte. Es ist indessen nicht der Fall, da dieser an dem erwähnten Lateralisästchen vorüberläuft, sicherlich ohne Nervenfasern auszutauschen.

Im übrigen war es nicht möglich, eine Verbindung zwischen Vagus und R. lateralis accessorius aufzufinden. Bemerkt sei hierzu nur noch, daß sich letzterer über dem Ganglion Vagi gabelt. Es ließ sich aber nicht feststellen, ob der sich abzweigende Ast mit diesem in Beziehung steht.

Leider vermag ich nichts über das Verbreitungsgebiet des R. lateralis accessorius auszusagen, da sich unsere Schnittserie nur über die Region des Kopfes erstreckt. Ich kann aber noch konstatieren, daß er sich dicht hinter dem Kopf, wo er im subkutanen Bindegewebe verläuft, nochmals gabelt. Der sich abzweigende Nervenast innerviert die Haut des Rumpfes. Über den weiteren Verlauf des R. lateralis accessorius erhalte ich bei den schon angeführten Autoren genügend Aufschluß. So stellt er nach Stannius (1849, p. 51) bei der einen Serie von Fischen einen einfachen Rückenkantenast dar. Bei anderen Fischen gibt er aber auch Äste für die Extremitäten ab, und zwar ist dies der Fall bei Gadus, Merlangus, Raniceps, Lepidoleprus, Lota, Brosmius, Phycis und Anguilla, also hauptsächlich bei Anacanthinen, nicht aber bei Pleuronectiden, was auch Johnston (1901, p. 128) bestätigt: „The R. lateralis accessorius (= R. lateralis trigemini) is as pointed by Stannius, absent in the Plaice." Bloß als einfacher Rückenkantenast ist er nach Emery (1880, p. 36) bei dem Anacanthinen Fierasfer acus vorhanden. Auch Menidia hat einen R. accessorius lateralis aufzuweisen (Herrick, 1899, p. 397).

In gleicher Weise wie Stannius (s. o.) schildert auch Cole (1897, p. 13) den vorliegenden Trigeminusast. Er schreibt: „It is distributed to the fins typically, as in Gadus, to all the fins of the body, but in some fishes it may be distributed to only one or more of the fins. In connection with the fins are a number of terminal buds or Endknospen, and the fibres of the accessory lateral system are largely, if not entirely, in connection with these sense organs." Außerdem weisen Stannius (1849, p. 51) und Cole (1897, p. 177) auf den engen Zusammenhang dieses Nerven mit den Spinalnerven hin, aus denen er verstärkende Elemente erhält. Auch über die Stärke des R. lateralis accessorius bei den einzelnen Fischgruppen macht jener Autor eine kurze Bemerkung: „Ich finde ihn besonders stark bei den Siluroiden, den Loricarinen, den Gadoiden; viel schwächer bei allen übrigen Fischen."

Über den N. trigeminus seien schließlich noch einige allgemeine Bemerkungen hinzugefügt. Nach den Ausführungen Coles (1897) ist es wahrscheinlich nicht ganz berechtigt, den R.

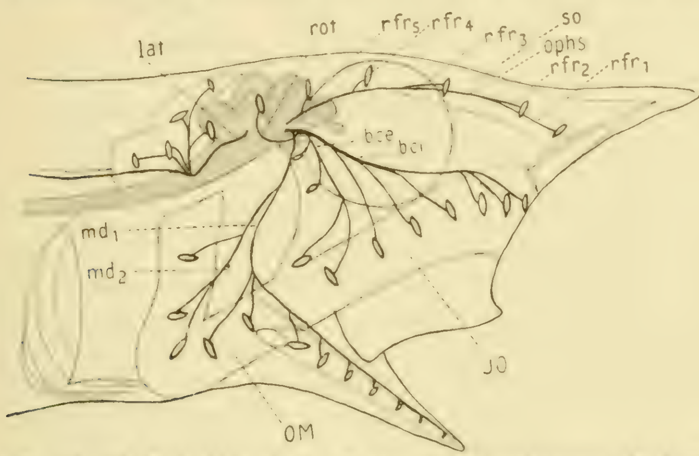
lateralis accessorius dem Quintus anzugliedern, doch hat mich einmal das dazu verleitet, daß seine Hauptwurzel aus dem Ganglion Gasseri hervorgeht, sodann habe ich dem geschichtlichen Herkommen Rechnung getragen. Weiter bildet nach Wiedersheim (1906, p. 281) der gesamte N. trigeminus nach Abzug des R. ophthalmicus profundus zusammen mit dem N. trochlearis die Nervenelemente des Metamer II. Nach Johntson (1905, p. 207) entspricht dieses dem 6. Kopfsegment. Letzterer rechnet aber außerdem das Ganglion sympathicum I dazu. Allerdings scheinen hier die Anschauungen zu divergieren; denn Cole (1897, p. 142) schreibt folgendes: „The facial ganglion of the Cod is precisely comparable in every respect to a praebranchial or prae-trematic ganglion, since it is the ganglion of the palatine and chorda tympani nerves, which consist of fibres belonging to the fasciculus communis system." Aus dem Nachfolgenden geht deutlich hervor, daß er unter „facial ganglion" das Ganglion sympathicum I versteht. Er will es allerdings nicht als reines sympathisches Ganglion aufgefaßt wissen (s. u. p. 82 ff.).

Nervus fascialis VII. Das Verbreitungsgebiet des N. facialis muß vor allem von größtem Interesse sein, weil die Nervenstämme, welche die spezifischen Hauptsinnesorgane des Kopfes der wasserlebenden Tiere versorgen, diesem Nerven entstammen. Wiedersheim (1906, p. 287) zählt folgende drei Zweige auf: a) R. ophthalmicus superficialis, b) R. buccalis mit R. oticus, c) R. mandibularis externus. Für die Innervation des Scapularkanals und Canalis lateralis kommt der R. lateralis nervi vagi in Betracht. Dieser soll aber erst bei der Besprechung des N. vagus abgehandelt werden.

Der R. ophthalmicus superficialis (Taf. I und II und Textfig. 32—34 *ophs*) wurde schon bei der Charakterisierung des R. opthalmicus profundus V wegen der engen Lagebeziehung zu diesem Trigeminusast erwähnt. Seine Abzweigung aus dem Ganglion faciale bietet Verschiedenheiten in den einzelnen Fischgruppen dar. Handrick (l. c. p. 17) schreibt: „Der Truncus opthalmico-buccalis des Argyropelecus ist sehr kurz. Er spaltet sich nach Durchtritt durch das bereits geschilderte Foramen im Boden des Craniums sofort in den Ramus ophthalmicus superficialis und in den Ramus buccalis." Ein ähnliches Verhalten schildert Johnston (1901, p. 130) bei Pleuronectes. Bei M. cavernosus hingegen, muß ich besonders hervorheben, verläßt der R. ophthalmicus die Schädel-

kapsel keineswegs gemeinsam mit dem gleichgelagerten Trigeminusast, sondern geht ebenso wie bei Gadus (Cole, 1897, p. 156) vollkommen isoliert aus dem Ganglion faciale hervor.

Der R. ophthalmicus superficialis verstreicht teils in, teils unter dem Alisphenoid nach vorn und löst sich allmählich in fünf R. frontales auf, welche die Sinneshügel des Canalis supraorbitalis innervieren. Die R. frontales f_3 bis f_5 durchsetzen das Os frontale Der letztere wendet sich nach seiner Abzweigung rückwärts, um den bei M. cavernosus rudimentären Sinneshügel (E_5) zu innervieren. Der R. frontalis f_2 tritt zwischen Frontale und Nasale durch das Schädeldach hindurch und versorgt Sinneshügel E_2 mit Nervenfasern. R. frontalis f_1 stellt den vordersten Rest des R. ophthalmicus superficialis dar. Nach Abgabe des letzten Frontal-



Textfig. 35. M. flabellispinis. Nerven des Lateralsystems. ? d. Nat. Gr. *ophs* Ophthalmicus superficialis VII; *bce* R. buccalis externus VII; *bci* R. buccalis internus VII; *rot* R. oticus; *lat* R. lateralis; md_1 Mandibularis externus anterior VII; md_2 Mandibularis externus posterior VII.

astes vereinigt er sich mit dem Trigeminus I und verläuft dann wieder getrennt von ihm weiter nach vorn zum Nervenendorgan E_1.

Die schon öfters angedeutete innige Vereinigung der beiden Nervi ophthalmici soll an dieser Stelle noch etwas eingehender erörtert werden. Sie erfolgt bei M. cavernosus erst am vordersten Ende des Kopfes und nicht innerhalb der Orbita, wie es Stannius (1849, p. 37) und Goronowitsch (1896, p. 29), dieser bei Lota vulgaris, darstellen. Ersterer schreibt: „Bei den mit zwei Strängen des N. ophthalmicus versehenen Knochenfischen vereinigen sich diese, bevor sie die Augenhöhle durch einen Kanal des Stirnbeins verlassen, zu einem Stamm."

Die beiden erwähnten Nerven verhalten sich bei M. cavernosus ganz ähnlich wie bei Gadus, worüber man sowohl bei Cole (l. c. p. 156) als auch bei Stannius (1849) Aufschluß erhält. Bei anderen Fischen sind sie so innig verschmolzen, daß man nur einen einzigen Nervenstamm erkennt. Das eben Gesagte gilt nach Stannius (l. c. p. 36) für Cyclopterus, Belone, Clupea und Alosa. Dasselbe berichtet Wiedersheim (l. c. p. 286) von Chimaera: „Dieser Ast kann sich (Chimaera) mit dem R. ophthalmicus profundus trigemini so eng verbinden, daß es den Anschein gewinnt, als würden die betreffenden Hautsinnesorgane von dem letzteren versorgt," welche Anmerkung sich auf den R. ophthalmicus superficialis bezieht.

Wenn auch die beiden Rami ophthalmici bei manchen Fischen innig verschmolzen sind, so hat sich doch jetzt überall die Anschauung Bahn gebrochen, daß einzig und allein Facialiselemente an der Innervierung der Seitensinnesorgane des Kopfes beteiligt sind. Allis (1889, p. 513), welcher ebenfalls enge Lagebeziehung der beiden Nerven betont, schließt sich dieser Anschauung vollkommen an. Stannius erkannte die Zugehörigkeit der beiden Ophthalmici zu zwei verschiedenen Hirnnerven noch nicht, sondern betrachtet sie als einen einheitlichen Nervenstamm. Erst Gegenbaur fand die richtige Lösung. Er berichtet folgendes (1901, p. 804): „Es handelt sich darum, ob mit dem dem Kieferbogen angehörigen Trigeminus noch ein einem vorhergehenden Metamer zugehöriger Nerv als Ast verbunden sei, wie es aus dem bezüglichen Verhalten des Trigeminus namentlich bei seiner Vergleichung mit den folgenden Nerven scheinen müßte. Als solcher dem eigentlichen Trigeminus zugekommener Nerv war ein Ramus ophthalmicus profundus erkannt. Dessen Ontogenese erwies sich selbständig, sodaß er als Trigeminus I dem den übrigen Nerven umfassenden Trigeminus II entgegengestellt werden konnte."

Der Ramus buccalis ist vollkommen mit dem übrigen Trigemino-Facialisbündel vermengt, weshalb ich zunächst hierzu eine kurze Erläuterung der Verhältnisse liefern muß. Der gesamte Nervenkomplex verläßt das Trigemino-Facialisganglion ventrad und löst sich nach dem Hindurchtritt durch die Schädelwand im Os prooticum in mehrere Nervenbündel auf, welche aber keineswegs aus einheitlichen Stämmen bestehen. Aus ihm geht einmal der R. buccalis (Textfig. 32—34 und Taf. I und II *bc*) hervor, welcher sich sofort nach dem Austritt in zwei deutlich getrennte Äste gliedert; entsprechend der Bezeichnung Coles (l. c. p. 158)

seien sie R. externus (*bce*) und R. internus (*bci*) genannt. Ersterem am nächsten gelegen ist ein R. oticus (*rot*), welcher, von COLE „otic nerve" genannt, von allen Autoren als selbständiger Nerv angegeben wird. Nach hinten erstreckt sich als einheitlich geschlossener Stamm der Truncus hyomandibularis, dessen Hauptteil vom R. mandibuluris externus (*mde*) gebildet wird.

Ramus buccalis internus (*bci*). Für die Innervation der Seitenkanäle ergeben sich bei M. cavernosus ganz ähnliche Verhältnisse wie bei Gadus, was sehr leicht erklärlich ist, da, wie unten noch ausführlicher dargelegt werden soll, die gleiche Zahl von Sinneshügeln, daher auch ebensoviele Nervenzweige wie dort, vorhanden sind. Vom R. buccalis internus wurde schon betont, daß er an zwei Stellen völlig mit dem gleichgelagerten Quintus (s. o.) verschmolzen ist. Er löst sich in sechs Nervenzweige auf, von denen die vordersten fünf Suborbitale I durchbohren und die Sinneshügel E_1 bis E_5 des Infraorbitalkanals innervieren. Der sechste Zweig durchbohrt Suborbitale II und innerviert Sinneshügel E_6. Der R. buccalis internus stellt einen besonders kräftigen Nervenzweig dar.

Der R. buccalis externus (*bce*) erstreckt sich zunächst mit dem Truncus hyomandibularis ein kleines Stück nach hinten, läuft dann eine kurze Strecke neben ihm her und beschreibt eine scharfe Wendung nach vorn. Hier gibt er zwei Nervenzweige ab, welche sich an der äußeren Wand der Schädelkapsel emporziehen und nach dem Durchsetzen des Infraorbitalringes Sinneshügel E_8 und E_9 innervieren. Der Hauptast verläuft nach vorn unten, gabelt sich und versorgt die Sinneshügel E_7 und E_8 des Maxillarkanals mit Nervenfasern.

Die meisten Forscher unterscheiden ebenfalls zwei Portionen des R. buccalis. So beschreibt ALLIS (1889, p. 514) z. B. einen vorderen und einen hinteren Abschnitt des R. buccalis. STANNIUS (1849, p. 43) schreibt dazu: „Bisweilen kommen akzessorische Rami buccales vor, die direkt aus dem Plexus des N. trigeminus stammen, so bei Gadus, Lepidoleprus, Cottus." Dabei rechnet dieser Autor sicher den schon erwähnten R. oticus als Zweig des R. buccalis. JOHNSTON (1901, p. 129) stimmt in der lateinischen Bezeichnung der beiden Buccalisabschnitte direkt mit der meinigen überein. Auch der R. buccalis externus von M. cavernosus stellt einen ziemlich ansehnlichen Nerven dar, so daß der gesamte R. buccalis als verhältnismäßig sehr kräftiger Nerv erscheint. Es bewahrheitet sich hier die von STANNIUS (1849, p. 43) beobachtete

Regel, daß der R. buccalis im allgemeinen um so stärker ist, je ausgebildeter die Infraorbitalknochen und die in ihnen enthaltenen absondernden Apparate sind. Er erscheint sehr stark bei den Gadoiden, namentlich bei Lepidoleprus, Raniceps, Gadus.

Ramus oticus. Schon öfter hatte ich den Ramus oticus (*rot*) zu erwähnen. Dieser verläßt das Ganglion facialis zusammen mit dem gemeinsamen Nervenkomplex, löst sich aber sofort von ihm los und verläuft eine kurze Strecke nach hinten. Darauf steigt er an der Außenwand der Schädelkapsel empor, durchsetzt das Sphenoticum und Squamosum und gelangt in den Scapularkanal, wo er Sinneshügel E_{11} mit Nervenfasern versorgt. Auch Cole, Johnston, Wiedersheim und Allis schildern diesen Nerven in ihren Untersuchungen. Letzterer schreibt z. B. (1889, p. 575): „Organ 15 and 16 are always supplied by branches of the R. oticus facialis. This nerve arises directly from the facial ganglion."

Der Ramus mandibularis externus (*mde*) endlich besorgt die Innervation der Sinneshügel des Operculo-Mandibularkanals. Er gliedert sich auch bei M. cavernosus in einen R. mandibularis externus anterior (md_1) und R. mandibularis externus posterior (md_2). Handrick (l. c. p. 20) rechnet sonderbarerweise auch den R. accessorius buccalis (Taf. III, Fig. 1, 2), welcher unserem R. buccalis externus entspricht, zu diesem Nervenstamm, was doch wohl dem organischen Zusammenhang widerspricht. Der R. mandibularis externus soll erst bei der Besprechung des Truncus hyomandibularis mit abgehandelt werden, da er im innigsten Zusammenhang damit steht. Ich folge darin dem Brauche vieler anderer Autoren, z. B. von Handrick (p. 21), Cole (p. 161) und Johnston (1901, p. 133).

Der Ramus palatinus (*pal*) erstreckt sich aus dem Ganglion geniculi nach vorn. Er durchsetzt ebenso wie der N. abducens, in dessen nächste Nähe er zu liegen kommt, das Ganglion sympathicum I und verläuft über dem Gaumendach nach vorn. Sein Endausbreitungsgebiet ist die Mundschleimhaut des vorderen Mundhöhlenbezirks. Allgemein wird er jetzt als R. praetrematicus des Facialiskomplexes aufgefaßt und muß daher natürlich rein sensibler Natur sein. Bender (1907, p. 348) schreibt folgendes darüber: „Die Auffassung des Nervus palatinus als einer Kombination von R. pharyngeus dorsalis und R. praetrematicus läßt sich durch die ganze Wirbeltierreihe begründen. Daß er ein rein sensibler Nerv ohne motorische Beimengung ist, erhellt aus seinem Endgebiet." Dieser Autor möchte den R. palatinus „R. mucosus visceralis

dorsalis + R. praetrematicus VII" (p. 362) nennen, da dessen Name „mit Rücksicht auf sein ursprüngliches Endgebiet, das primäre Palatinum und ein Teil des MECKELschen Knorpels, nicht erschöpfend gewählt ist".

Hier muß ich auch eines kurzen, aber kräftigen Nervenstämmchens Erwähnung tun, welches sehr wahrscheinlich als zum N. facialis gehörig zu betrachten ist (*nf*). Unter dem Mikroskop macht es geradezu den Eindruck, als ob es die Fortsetzung des R. palatinus nach hinten zu darstellte. Der vorliegende Nerv verläßt den Ganglienkomplex dicht hinter dem Ganglion sympathicum I, erstreckt sich sofort senkrecht nach unten und innerviert die Muskulatur des Gaumendaches. Ich habe eine rein motorische Wurzel vor mir. Auf keinen Fall sind sensible Elemente darin enthalten, welche durch den Muskel hindurch bis zur Schleimhaut des Mundes vordringen (Textfig. 33).

Truncus hyomandibularis. In der Hyomandibularregion hebt sich wiederum der die Seitensinnesorgane versorgende Nerv, der R. mandibularis externus, als besonders kräftig entwickelt heraus. Die sensi-motorischen Nerven hingegen stellen äußerst zarte Ästchen dar und treten somit völlig in den Hintergrund. WIEDERSHEIM (l. c. p. 288) bemerkt folgendes zum gesamten Nervenstamm: „Die mit einer ventralen Wurzel entspringende und in ihrem Lauf zunächst dem Hyoidbogen folgende hyomandibulare Hauptportion (Truncus hyomandibularis) besteht nach Abzug der schon erwähnten Mandibularis externus-Elemente im wesentlichen aus motorischen Fasern, welche zu viszeralen Muskeln sich begeben." „Die wenigen sensiblen Zweige versorgen die Schleimhaut des Spritzloches, die vordere Pharynxwand, den Mundhöhlenboden und die Haut der Mandibulargegend." Der Truncus hyomandibularis zieht lateral an der Basis der Schädelkapsel nach hinten. Er liegt in nächster Nähe der Carotis und gibt kurz nacheinander zwei äußerst dünne Nervenästchen ab, wovon sich das eine als R. hyoideus herausstellte, während das zweite nicht analysiert werden konnte.

Ramus mandibularis externus. Der gesamte Hyomandibularnerv entspricht mit der Hauptmasse seiner Fasern dem R. mandibularis externus (*mde*). Er gabelt sich, wie schon kurz angedeutet, in den R. mandibularis externus anterior (md_1) und R. mandibularis posterior (md_2). Dieser erfährt des öfteren eine andere Bezeichnung; JOHNSTON (1901, p. 132) nennt ihn z. B.

R. opercularis superficialis. Die beiden Äste des vorliegenden Lateralnerven stellen bei M. cavernosus keine reinen Wurzeln dar.

Der Ramus mandibularis externus anterior einerseits birgt ziemlich bestimmt einen zweiten Facialisast, und zwar eine allgemein sensorische Wurzel, in sich, welche sich erst auf dem Unterkiefer von ihm ablöst (s. u. p. 71). Er verläuft über das Symplecticum und Quadratojugale nach unten, biegt nach vorn um und gibt dabei kurz hintereinander zwei Zweige ab, welche Sinneshügel E_8 und E_9 des Opercularkanals innervieren. Der Hauptstamm umkreist das Unterkiefergelenk und gibt nacheinander sieben kurze Nervenästchen an die Sinneshügel E_1 bis E_7 des Canalis mandibularis ab.

Der Ramus mandibularis externus posterior weicht in seinem Verhalten ganz und gar von der Norm ab. Er soll gleich im Anschluß an den vorigen Nerven besprochen werden, obwohl er im Gegensatz dazu zur postspirakularen Portion gehört. Er innerviert zunächst bei seinem Verlauf nach hinten unten die Sinneshügel E_{10} bis E_{12} des Canalis opercularis und setzt sich nach Abgabe der dazu erforderlichen Lateraliselemente weiter nach hinten fort. In der Annahme, daß dieser Nervenzweig wieder nach vorn umbiegt und als R. mandibularis internus auf den Unterkiefer übergeht, irrt man sich aber vollkommen. Für den Unterkiefer kommt er gar nicht mehr in Frage, sondern erstreckt sich als R. recurrens nervi facialis weiter nach hinten, unter welchem Namen er gleich anschließend besprochen werden soll.

Ramus recurrens nervi facialis (*rec VII*). Dieser Nerv muß als vollkommen neue Erscheinung gelten, da er in der gesamten mir bekannten Literatur nirgends zu finden ist. Auch Johnston (1901, p. 128) beschreibt einen R. lateralis recurrens facialis (*l. rec. VII*) an Platessa, doch mache ich, um von vornherein einem Irrtum zu begegnen, darauf aufmerksam, daß die beiden Nerven absolut nichts miteinander gemein haben. Unser R. recurrens verläuft nach seiner Abzweigung vom R. mandibularis externus posterior weiter nach hinten unten, gibt einen Ast an die Haut ab und gabelt sich bald darauf. Der dorsale Zweig, welchen ich leider nicht bis zu seinem Endziel verfolgen konnte, dient sicherlich ebenfalls zur Innervierung der Epidermis. Die Hauptaufgabe des gesamten Nerven scheint aber der ventrale Zweig zu erfüllen. Dieser nähert sich mehr und mehr der Medianlinie der Unterseite des Rumpfes und endigt schließlich in einem muskulösen Gebilde, welches sehr wahrscheinlich die Funktion eines Saugnapfes ausübt

(s. u.). Dieser R. recurrens nervi facialis besteht demnach einmal aus einer motorischen Wurzel und außerdem aus einer somatisch sensorischen Portion. Von größtem Interesse müßte es sein, zu erfahren, ob der eben geschilderte Nerv in gleicher Beschaffenheit und in ähnlicher Lagerung auch bei anderen Fischen zu finden ist, welche, wie z. B. Cyclopterus lumpus, mit einem brustständigen Saugnapf ausgerüstet sind.

Herrick (1900, p. 277) berichtet bei Gadus von einem zarten Nervenzweig des Truncus hyomandibularis, der sich vom R. opercularis superficialis VII + R. hyoideus abzweigt. Er bemerkt folgendes: „This little twig (Fig. 1, *r. o. p. l.*) follows the posterior and ventral borders of the operculum, turning cephalad again along the ventral border below the opercular canal and overlying the course of the r. hyoideus. Pit organs are frequent in the skin along its entire course and fibrils from it were in several cases traced to these organs. It probably contains no general cutaneous fibers, as the corresponding area of skin has an independent innervation with finer fibers.“ Dieser Nervenzweig entspricht sonach einer „special cutaneous subdivision“ (Johnston 1910, p. 97 und 1905, p. 180) und es ist sehr naheliegend, daß er der sensorischen Portion meines R. recurrens n. facialis vollkommen identisch ist. Trotz Coles Widerspruch (1900, p. 317) gegen Herrick ist der Nervenzweig von jenem sicherlich übersehen worden.

Ramus hyoideus. Als weiterer postspirakularer Nerv findet sich bei M. cavernosus der schon erwähnte R. hyoideus (*hy*). Er verläuft nach seiner Abzweigung vom Truncus hyomandibularis ein kurzes Stück an der Carotis entlang, wendet sich nach außen und hinten und innerviert den Musculus stylohyoideus. Er ist bei M. cavernosus äußerst dünn und stellt eine rein motorische Wurzel dar.

Ramus mandibularis internus. Bei der Besprechung des R. mandibularis externus wurde schon zum Ausdruck gebracht, daß sich bei M. cavernosus ein Ramus mandibularis internus der direkten Beobachtung entzieht. Es könnte der Einwurf gemacht werden, ich hätte den fehlenden Nerven infolge seiner Feinheit übersehen. Die Möglichkeit dieser Erklärung wird aber durch die folgende Ausführung ausgeschaltet. Mit aller Bestimmtheit muß ich vermuten, daß eine allgemein sensorische Portion des Unterkiefers mit dem R. mandibularis externus anterior (Md_1) völlig verschmolzen ist und sich erst nach dem Übertritt

beider auf den Unterkiefer von dem gemeinsamen Nervenstamm ablöst. Um so mehr bin ich zu dieser Annahme berechtigt, als Cole (1897, Taf. II) einen Nerven H_3 bei Gadus darstellt, welcher in nächste Nähe des R. mandibularis externus anterior (H_5) zu liegen kommt und mit dem von mir vermuteten Ast vollkommen identisch zu erklären wäre. Cole (p. 162) faßt diesen Nerven als den modifizierten R. praespiracularis oder die Chorda tympani der Knorpelfische auf, protestiert aber dagegen, daß ihn Allis (1897, p. 639) an Amia calva für den R. mandibularis internus ausgibt. Als solcher komme einzig und allein sein R. hyoideus (H_4) in Frage, da er ja unbedingt einem R. posttrematicus entsprechen müsse. Herrick (1900, p. 276 und 1901, p. 188) konstatiert das völlige Fehlen eines Mandibularis internus bei Gadus.

Cole (1900, p. 320) hält die Herrickschen Einwürfe für vollkommen berechtigt und schließt sich dessen Anschauung an. Der von ihm beschriebene Nerv soll nicht der Chorda tympani entsprechen, sondern als postspirakularer Nerv dem R. mandibularis des Trigeminus.

Aus dieser Darlegung geht hervor, daß sich die Verhältnisse des Truncus hyomandibularis der Knochenfische recht kompliziert gestalten, im Gegensatz zu den Haien, bei denen sie, worauf zuerst Gegenbaur aufmerksam macht (Bender, 1907, p. 366), bedeutend einfacher liegen.

In seinen Untersuchungen über Schleimhautnerven (1907) gibt Bender eine Charakteristik des Facialisgebietes. Er führt dort folgendes aus (p. 365): „Stets sondert sich der Ast vom hinteren Facialisstamm erst ab, nachdem derselbe das Spritzloch passiert hat und auf die Außenfläche des distalen Hyomandibularendes getreten ist. Die Zugehörigkeit zum Ramus posterior kann demnach, zumal ein entsprechender Pharyngeus praetrematicus VII nachgewiesen wurde, nicht mehr bezweifelt werden." Den Ramus mandibularis internus, worauf sich diese Beschreibung bezieht, setzt er an anderer Stelle (p. 348) identisch der Chorda tympani höherer Formen. Sie „verläuft, dem Hyoidbogen weiterhin angeschmiegt, ventralwärts". Endlich schreibt derselbe Autor (p. 366): „Nach dieser Darlegung erscheint es selbstverständlich, daß der R. mandibularis internus VII nie anders als an der Medialseite des Meckelschen Knorpels liegen kann und daß alle lateral vom Knorpel gelegenen Nervenäste nicht mit ihm verwechselt werden dürfen.

Danach ist es nicht richtig, den R. hyoideus als R. mandibularis internus aufzufassen, da er ja motorische Funktion besitzt. Fernerhin komme ich zu dem Schluß, daß bei M. cavernosus, ebenso wie bei Gadus, ein R. mandibularis internus vollkommen fehlt. Die allgemein sensorische Wurzel, welche zweifellos im Mandibularis externus anterior Md_1 (Md_1) verborgen sein muß, kommt auf keinen Fall als solcher in Frage, da sie die wichtigste Bedingung, die Abzweigung vom hinteren Facialisast (Md_2) nicht erfüllt. Ob es richtig ist, sie als Wurzel des Trigeminus aufzufassen, will ich nicht entscheiden. Jedenfalls ist es schwer, zu einer geeigneten Vorstellung davon zu kommen, zumal ja diese Nervenwurzel so innig an den Facialisstamm angeschlossen ist.

Wie dem auch sei, es geht jedenfalls aus dieser Gesamtdarstellung aufs klarste hervor, daß einerseits die allgemein sensorische Wurzel des Unterkiefers von M. cavernosus völlig homolog dem Ramus facialis H_3 Coles (1897) ist, fernerhin, daß M. cavernosus und Gadus in bezug auf Anordnung und Verteilung des gesamten Facialisgebietes aufs glänzendste übereinstimmen.

Jakobsonsche Anastomose. Meine Betrachtung des N. facialis schließe ich mit einer Beschreibung der Jakobsonschen Anastomose. Sie zweigt sich bei M. cavernosus vom R. lateralis nervi vagi ab, verläuft unter diesem nach vorn, um sich in der Acustico-Facialisregion dem Gehirn wieder anzuschließen.

Nervus acusticus VIII. Der das Gehörorgan versorgende Nerv weist das gleiche Ursprungsgebiet wie der N. facialis auf. Er tritt aus lateral an der Medulla oblongata aus dem Tuberculum acusticum. Die Acusticuswurzel von M. cavernosus zerfällt ähnlich wie bei Platessa in zwei deutlich getrennte Abschnitte. Johnston (1901, p. 135) schreibt folgendes: „There can hardly be said to be a single root to the acusticus, its fibres becoming associated into at least two rami just before or on leaving the medulla.“ Der vordere Teil fällt bei M. cavernosus mit der Facialiswurzel A zusammen und bildet das allgemein so genannte Ganglion acusticum (*Gna*) (Handrick, l. c. Taf. II, Gierse, l. c. Taf. XV, Fig. 4 und 5). Die dicht dahinter entspringende Partie des N. acusticus stellt ein flaches, geschlitztes Band dar, welches dem Gehirn seitlich angehängt erscheint. Sie ist ebenfalls durchaus ganglionös und soll die Bezeichnung Ganglion acusticum posterius (*Gap*) erhalten. Handrick (1901, p. 15) hebt die Kleinheit der Ganglienzellen des Ganglion acusticum besonders hervor. Ebenso wie John-

STON (1901, p. 135) extra bemerkt, konstatiere auch ich an M. cavernosus, daß sich diese Eigentümlichkeit nicht besonders auffällig bemerkbar macht. Allgemein teilt man den Acusticusstamm ein in einen R. cochlearis und in einen R. vestibularis (WIEDERSHEIM, l. c. p. 289). Wiederum habe ich denselben Einwurf wie JOHNSTON (1901, p. 235) vorzubringen: „Its division into an anterior Ramus vestibularis and a posterior R. cochlearis is not so obvious as in other fishes, on account of the manner, in which it energes from the medulla.“ Als Acusticuswurzel kommt noch in Frage die JAKOBSONsche Anastomose, welche ebenfalls Acusticuselemente in sich birgt. Der gesamte N. acusticus zerfällt bei M. cavernosus in sechs Zweige, welche die einzelnen Partien des Gehörorgans innervieren. Sie sind folgende:

Der Ramulus ampullae anterioris (*raa*) geht aus dem Ganglion acusticum (*Gna*) hervor, erstreckt sich nach oben, außen und vorne und innerviert die Crista acustica ampullae anterioris. Er stellt den vordersten Abschnitt des gesamten Hörnerven dar.

Ramulus recessus utriculi (*rru*). Dieser Nervenzweig stammt ebenfalls aus dem Ganglion acusticum und innerviert die Macula acustica utriculi.

Ramulus ampullae externae (*rac*). Dieser Nerv, wiederum aus demselben Ganglion kommend, verläuft eine kurze Strecke zusammen mit dem vorigen, erstreckt sich nach seiner Ablösung weiter nach außen und oben und versorgt schließlich die Crista acustica ampullae externae mit Nervenfasern.

Der Ramulus acusticus sacculi (*ras*) besteht bei M. cavernosus aus drei Abschnitten, in welche sich das Ganglion acusticum posterius gliedert. Sie erstrecken sich senkrecht nach unten hinein in den Sacculus und innervieren die Macula acustica sacculi.

Der Ramulus lagenae (*lag*) zweigt sich ab von der JAKOBSONschen Anastomose und erstreckt sich senkrecht nach unten, um die Papilla acustica lagenae mit Nervenfasern zu versorgen.

Der Ramulus ampullae posterioris (*rap*) endlich verläuft noch weiter wie der vorige Zweig in der JAKOBSONschen Anastomose nach hinten und verläßt diese erst nach der Verschmelzung mit dem R. lateralis nervi vagi. Er wendet sich sofort nach oben um die Crista acustica ampullae posterioris zu innervieren. Die Art der Innervation der Lagena und der Ampulla posterior durch die JAKOBSONsche Anastomose hebt GIERSE bei Cyclothone und Argyropelecus als diesen besonders eigentümlich hervor.

An dieser Stelle mögen mir auch einige kurze Notizen über das Gehörorgan von M. cavernosus erlaubt sein. Dieses zerfällt in folgende Abschnitte: den häutigen, enorm großen Sacculus und Utriculus mit Sinus superior recessus utriculi, sodann die Ampulla anterior, externa, posterior mit den drei dazugehörigen halbzirkelförmigen Kanälen und schließlich die Lagena cochleae, welche sich an den Sacculus anlehnt, aber im übrigen vollkommen von ihm isoliert ist. Vor allem muß ich aber auf die eng verwandten Beziehungen zu Gadus hinweisen, welche auch in der Gestaltung des Gehörorgans von neuem zum Ausdruck kommen (Retzius, 1881, p. 72). Nachdem schon die enorme Größe des Sacculus hervorgehoben wurde, stimmt ferner überein, daß bei beiden Fischfamilien eine Macula neglecta nicht ausgebildet, was natürlich auch das Fehlen eines Ramulus maculae neglectae bedingt. Desgleichen wird bei M. cavernosus wie bei Gadus ein Canalis utriculo-saccularis vermißt, so daß Utriculus und Sacculus getrennt nebeneinander liegen.

Die Nerven der Vagusgruppe.

Die Vagusgruppe ist in ihrem Verlauf schräg nach hinten gerichtet. Zur Gruppe der Vagusnerven gehören (Stannius, 1849, p. 74) der N. glossopharyngeus, N. lateralis und der N. vagus. Der N. lateralis hat seine Wurzel in allernächster Nähe des Acustico-Facialisgebietes, zu welchem er ja phylogenetisch gerechnet werden muß. Die beiden anderen Nerven entspringen weiter hinten lateral an der Medulla oblongata. Sie sind so innig vereint, daß es schwierig ist, sie auseinander zu halten. Sicherlich muß ich doch die Wurzel des N. glossopharyngeus in der Nähe der Vaguswurzel und nicht wie Gierse (l. c. p. 66) im Entstehungsgebiet des N. lateralis suchen. Stannius (1849, p. 84) weist besonders daraufhin, daß innige Lagebeziehungen zwischen den Wurzeln des Glossopharyngeus und des Vagus bei Gadiden bestehen. Auch bei Argyropelecus (Handrick, l. c. p. 25) liegen die Wurzeln dieser beiden Nerven sehr dicht beieinander. Der R. lateralis nimmt seinen Lauf nach hinten oben (Taf. I und II *lat*). Er ist von ziemlicher Mächtigkeit und nimmt außerdem nach kurzem Verlauf die fast gleichstarke Jakobsonsche Anastomose in sich auf. Der vereinigte Stamm zieht lateral an der Vagus-Glossopharyngeuswurzel vorüber, wobei sich diese auf ihn zu erstreckt und eine Portion Nervenfasern an ihn abgibt, welche ohne Zweifel dem N. glossopharyngeus (*ph*)

entsprechen müssen. Denn gar bald danach erfolgt dessen Ablösung vom Lateralisstamm, ohne daß die Vaguswurzel eine weitere Verbindung mit jenem eingehen könnte. Im Falle, daß GIERSE den Übertritt der Glossopharyngeuswurzel aus der Vaguswurzel in den N. lateralis übersehen haben sollte, so würden die bei Cyclothone herrschenden Verhältnisse völlig mit denen bei M. cavernosus übereinstimmen.

Nach Abgabe des N. glossopharyngeus ziehen N. vagus und N. lateralis dicht beieinander nach hinten, verschmelzen schließlich und bilden an der Verbindungsstelle ein kleines Ganglion. Darauf trennen sich die beiden Nervenstämme wieder und durchsetzen die Schädelkapsel durch ein großes, im Occipitale laterale befindliches Foramen. Dabei bildet der N. vagus das riesige Ganglion vagi (*Gvag*) und der N. lateralis das Lateralisganglion. Die hier geschilderten Verhältnisse stimmen vollkommen mit den von COLE (l. c. p. 164) geschilderten überein.

Nervus glossopharyngeus IX. Nach dem Verlassen des N. lateralis durchquert der N. glossopharyngeus die Schädelkapsel und verläßt sie durch ein eigenes Foramen im Os occipitale laterale, ein Verhalten, welches für alle Knochenfische typisch ist (STANNIUS, l. c. p. 75). Auch der weitere Verlauf des Nerven bietet nichts Absonderliches. Sofort nach dem Austritt aus dem Schädel bildet er sein Ganglion (*Gph*), welches diesem eng angeschmiegt erscheint. Als bedeutend kräftigerer Nervenstamm verläßt er es wieder und nimmt sofort sympathische Elemente in sich auf, was GIERSE (l. c. p. 68) für Cyclothone und HANDRICK (l. c. p. 32) für Argyropelecus bestreiten. STANNIUS (l. c. p. 76) hält dieses Verhalten im Gegensatz zu den beiden erwähnten Tiefseefischen für alle Knochenfische für geradezu selbstverständlich. Er führt sogar die Nervenzunahme auf Zuführung von Sympathicuselementen zurück, was GEGENBAUR (1871, p. 516) eher damit erklären möchte, daß dem N. glossopharyngeus aus dem Ganglion neue Elemente zugeführt werden.

Der N. glossopharyngeus gabelt sich nach vorne zu in zwei Hauptäste, von denen der eine als R. praetrematicus den ersten Kiemenbogen versorgt, zuvor aber noch einige äußerst feine Zweige an die Mundschleimhaut abgibt, der andere die Pseudobranchie innerviert, aber ebenfalls dünne Äste an die Schleimhaut des Gaumendaches liefert. Bei seinem Verlauf nach vorn liegt er immer dicht neben dem N. sympathicus, mit welchem er sogar auf der

einen Kopfseite zu einem Nervenstamm verschmolzen ist. Eine Verbindung der geschilderten Schleimhautästchen, wie sie WIEDERSHEIM (l. c. Textfig. 193*A*) angibt, besteht bei M. cavernosus nicht. STANNIUS (1846, p. 70) schildert den N. glossopharyngeus genau so, wie er sich bei M. cavernosus vorfindet. Er schreibt folgendes: „Dann teilt er sich in zwei Äste: einen R. anterior, der unter der Schleimhaut des Gaumens sich verbreitet und bei den Knochenfischen Fädchen zur Nebenkieme schickt." „Der zweite Ast ist der ungleich stärkere R. branchialis, der für den ersten Kiemenbogen bestimmt ist und dessen Zweige in der Zunge oder unter der Schleimhaut der unpaaren Zungenbeinkopula sich verbreiten."

Nach WIEDERSHEIM (1906, p. 290) „steht fest, daß sich der N. glossopharyngeus mit einem besonderen, d. h. selbständig entspringenden, und mit einem ein eigenes Ganglion besitzenden Zweig an der Versorgung der lateralen Hautsinnesorgane beteiligen kann (so z. B. bei Mustelus und Laemargus unter den Selachiern, bei Ganoiden [Acipenser, Amia] und bei Teleostiern). COLE bestreitet dies". Diese Äußerung WIEDERSHEIMS ist wegen ihrer geradezu lakonischen Kürze geeignet, falsche Vorstellungen beim Leser zu erwecken. Sie nimmt Bezug auf die Theorie der Metamerie der Seitenorgane und Lateralnerven der wasserlebenden Tiere (s. u. p. 82 ff.), und COLE bestreitet keineswegs die Tatsache, daß ALLIS bei Amia einen R. dorsalis IX aufgefunden hat, der sich an der Innervation der Seitenorgane beteiligt, aber er betrachtet ihn nicht als einen Zweig des Nervus IX, sondern des N. lateralis.

Vor allem, sei noch hervorgehoben, fehlt also bei Gadus und in gleicher Weise bei M. cavernosus ein R. dorsalis lateralis nervi glossopharyngei.

Nervus lateralis (Taf. I und II *lat*). Das Ganglion laterale ist bedeutend kleiner und liegt etwas höher und weiter nach außen als das Ganglion vagi (*Gvag*). Jenes ist geradezu zwischen letzteres und Fasern des N. lateralis eingekeilt. Ebenso wie GIERSE (l. c. p. 69) beobachte ich, daß seine Ganglienzellen sehr groß sind und nicht so dicht gedrängt liegen wie in anderen Ganglienkörpern. STANNIUS (1849, p. 86) leugnet das Vorhandensein eines Ganglion nervi lateralis, jedoch schildert auch HANDRICK ein solches bei Argyropelecus (p. 25). Auch HOFFMANN (1860, p. 6) spricht von „zahlreichen bipolaren Ganglienzellen" des N. lateralis nach dessen Austritt aus dem Schädel. Vor allem aber beschreibt auch COLE (1897, p. 164) ein Ganglion laterale: „Outside the exoccipital

foramen the vagus root immediately enters the large compound vagus ganglion, and there is also a further collection of ganglion cells on the lateralis."

Aus dem Lateralisganglion nehmen zwei Nervenäste ihre Entstehung, ein vorderer Zweig, der R. supratemporalis (*stp*), dessen Fasern dicht über dem Ganglion hinwegstreichen, und ein hinterer Nervenast, der eigentliche R. lateralis nervi vagi. Ersterer strebt direkt auf die Wand des Scapularkanals zu und innerviert die Sinneshügel E_{12} bis E_{15}. Ein kleiner Zweig dieses Nerven wendet sich ventralwärts, um die Haut des Rumpfes zu innervieren.

Der N. lateralis gibt sofort nach dem Verlassen des Ganglions einen dorsalen Zweig ab, welcher Sinneshügel E_{16} versorgt, teilt sich darauf aber sofort in seine beiden üblichen Äste, den Ramus lateralis profundus und den Ramus lateralis superficialis. Der erstere erstreckt sich im subkutanen Bindegewebe nach hinten, unterwegs feine Zweige zur Innervation der Haut liefernd.

Der Ramus lateralis superficialis endlich stellt den eigentlichen Nerven der Rumpfseitenlinie dar. Kurz nach seiner Isolierung gibt er noch ein dünnes Ästchen an die Haut ab und wendet sich dann plötzlich bis zur Höhe des Canalis lateralis dorsalwärts, um dicht unter diesem seinen Lauf nach hinten fortzusetzen. Er verläuft wellenförmig und erstreckt sich bedeutend weiter über den Rumpf hinweg als der Canalis lateralis. Diese beiden Eigenschaften wurden bei allen anderen Macruriden ebenfalls konstatiert.

Nervus vagus seu branchio-intestinalis X. Wie schon erwähnt, bildet der N. vagus bei seinem Austritt aus dem Schädel ein ziemlich großes, sich nach unten erstreckendes Ganglion (*Gvag*), aus welchem einerseits die Rami branchiales und außerdem der R. intestinalis hervorgehen. Erstere zweigen sich nicht wie bei Argyropelecus (HANDRICK, l. c. p. 27) von einem gemeinsamen Truncus branchialis ab, sondern sie gehen zumeist als selbständige Stämme aus dem Ganglion hervor.

Der R. branchialis primus verläßt das Vagusganglion nach vorne zu und innerviert nach Abgabe eines R. pharyngeus (*ph I*) und des R. posttrematicus für den ersten Kiemenbogen als R. praetrematicus I den zweiten Kiemenbogen. Der R. branchialis secundus (*br* II) nimmt seinen Weg aus der Basis des Ganglions nach unten, gibt einen R. pharyngeus II (*ph* II) und den R. posttrematicus für den zweiten Kiemenbogen ab und begibt sich als R. praetrematicus II in die dritte Kieme. Alle übrigen Kiemen-

nerven verlassen das Vagusganglion in einem gemeinsamen Stamm, welchen man als Überrest eines Truncus branchialis auffassen könnte. Dieser verläßt das Ganglion kaudalwärts, gabelt sich sofort und gibt den vorderen Zweig als R. posttrematicus an die dritte Kieme. Der hintere Nervenast gabelt sich von neuem und innerviert als R. branchialis tertius (*br* III) den vierten und als R. branchialis quartus (*br* IV) den fünften Kiemenbogen. Zur Charakterisierung dieser Kiemennerven schreibt WIEDERSHEIM (l. c. p. 290): „Die Rr. pharyngei und praetrematici sind frei von motorischen Elementen, die R. posttrematici sind gemischter Natur und versorgen die Muskulatur der Visceralbogen, sowie die äußere Haut und die Schleimhaut."

Der R. intestinalis (*int*) gibt sofort nach dem Verlassen des Vagusganglions den R. pharyngeus inferior (*phi*) ab, bildet ein Ganglion intestinale (*Gin*), welches auch GIERSE (l. c. p. 73) bei Cyclothone und HANDRICK (l. c. p. 91) bei Argyropelecus konstatieren, und begibt sich hinab zum Verdauungsrohr, welchem er entlangläuft und nach WIEDERSHEIM (l. c. p. 290) Kehlkopf, Schwimmblase, Darm, Magen usw. mit Nervenfasern versorgt.

Außerdem verläßt das Ganglion vagi nach hinten zu unter dem R. intestinalis ein ziemlich kräftiger Nervenstamm, welcher sich nach unten erstreckt und dann nach vorne umbiegt. Wahrscheinlich habe ich es in diesem Nerven mit einem R. pharyngeus superior zu tun (*phs*).

Die Occipito-Spinalnerven. Nach FÜRBRINGER (1896, p. 465) habe ich occipitale und occipito-spinale Nerven zu unterscheiden, von denen jene vollkommen an den Schädel angeschlossen, diese dagegen noch im Begriff sind, Cerebralnerven zu werden. Bei den Teleostiern sind occipitale Nerven nicht erhalten, „aber auch die Existenz eines ersten, occipito-spinalen Nerven ist nirgends zu erweisen". Der erste occipito-spinale Nerv „ist also nicht *a*, sondern *b*, d. h. das Homologon des zweiten, occipito-spinalen Nerven von Amia".

Hiernach handelt es sich bei den beiden letzten Schädelnerven von M. cavernosus, welche ich konstatiere, ebenfalls um die occipito-spinalen Nerven *b* und *c* FÜRBRINGERS. Der erste von beiden präsentiert sich als ein ziemlich kräftiger Nervenstamm. Er entspringt hinter dem Vagusganglion lateral an der Medulla oblongata mit einer dorsal gelegenen Wurzel. Er gibt sofort einen R. dorsalis (rd_1) ab, welcher nach dem Durchsetzen des Supra-

occipitale ein Ganglion (*Gd*) bildet und gleich danach ein zweites Ästchen, welches mit dem ersteren verschmilzt. Der vereinigte R. dorsalis I gabelt sich und entsendet den einen Nervenzweig, welchem ich die Bezeichnung Ramus dorsalis occipitalis (*doc*) beilegen will, in das bei den Macruriden auftretende Occipitalorgan, welches im letzten Abschnitt der vorliegenden Untersuchungen eine eingehende Schilderung erfahren soll (s. p. 117).

Der Nerv *b* bildet nach Abgabe des zweiten Dorsalzweiges sofort sein Ganglion (*Gspb*), aus welchem ein R. medius (*mcd*) hervorgeht, der nach kurzem Verlauf in dorsaler Richtung rechtwinklig nach außen abbiegt und geradenwegs auf die Muskulatur des vordersten Rumpfes zustrebt. Der Hauptnerv verläßt das Ganglion kaudalwärts, streift das dem occipito-spinalen Nerven *c* angehörige Ganglion, mit dem er aber kaum in engere Beziehung tritt.

Der andere occipito-spinale Nerv *c* entspringt etwas weiter hinten als der eben geschilderte Nerv, und zwar mit einer vorderen und einer hinteren Portion, deren jede aus einer dorsalen und einer ventralen Wurzel besteht. Die dorsalen Wurzeln entsenden die Rami dorsales rd_2 und rd_3. Jede Portion bildet ein Ganglion. Die daraus hervorgehenden zwei Nerven verschmelzen zu einem Stamm, dem Occipito-Spinalnerven *c*. Dicht dahinter erreicht die Occipitalregion des Schädels ihr Ende und der erste Spinalnerv (sp_1) nimmt seine Entstehung. Die Occipito-Spinalnerven *b* und *c* von M. cavernosus sind bedeutend kräftiger entwickelt als von Argyropelecus (Handrick, l. c. Taf. II) und Cyclothone (Gierse, l. c. Taf. IV).

Nervus sympathicus. Man unterscheidet einen Kopf- und Rumpfteil des sympathischen Nervensystems. Der N. sympathicus (*sym*) bildet Ganglienknoten, welche mit denen der Spinalnerven durch Rami communicantes in Verbindung stehen. Beim Übertritt in die Kopfregion entfernen sich die beiderseitigen Grenzstränge mehr und mehr voneinander. Sie laufen lateral an der Basis der Schädelkapsel entlang, geraten in den Trigemino-Facialiskomplex hinein, in welchem sie sich völlig auflösen und erreichen endlich das Ganglion sympathicum I (*Gsy I*). Noch weiter nach vorne setzen sie sich als Ciliarnervensystem fort, welches im Anschluß an den Nervus oculomotorius erörtert worden ist. Der Grenzstrang kommt bei seinem Verlauf durch den Schädel in nächste Nähe des Vagus- und Glossopharyngeusganglions zu

liegen, bildet daselbst gleichfalls Ganglienknoten (*GsyIII* u. *IV*) und ist mit ersteren durch Rami communicantes verbunden. Vor dem Eintritt in den Trigemino-Facialiskomplex bildet er das Ganglion *GsyII*. Ich habe sonach insgesamt vier Sympathicusganglien bis zum Ganglion vagi zu verzeichnen und konstatiere, daß die Verhältnisse bei M. cavernosus denen von Labrax lupus nach CHEVREL (1887, p. 80) völlig identisch sind: „La partie crânienne du cephalique comprend généralement 5 ganglions, ainsi placés d'avant en arrière: le premier sous le trijumeau, le 2e sous le facial, le 3e sous le glossopharyngien, le 4e sous le pneumogastrique et le 5e sous le hypoglosse.“ Auch für die Gadiden konstatiert derselbe Autor (p. 137) fünf Ganglienknoten des Kopfteiles des N. sympathicus. Das fünfte Ganglion CHEVRELS würde bei M. cavernosus jenem entsprechen, welches mit dem Ganglion des Occipito-Spinalnerven *b* in Verbindung steht. Auch GIERSE (l. c. p. 79) beobachtet an Cyclothone fünf Sympathicusganglien, HANDRICK (l. c. p. 32) hingegen findet bei Argyropelecus nur ein Kopfganglion des N. sympathicus vor, welches dem vordersten Ganglion *Gsy I* von M. cavernosus entspricht. Die Normalzahl scheint nach STANNIUS (1849, p. 135), BONSDORFF (1846, p. 39) und HJELT (1847, p. 9) drei zu sein. Nach STANNIUS (l. c. p. 135) entspricht es der Norm, daß der Kopfteil des Grenzstrangs in Verbindung steht mit dem N. vagus, glossopharyngeus und facialis.

Besonderes Interesse erregt das vorderste Ganglion des N. sympathicus (*Gsy I*). Es zeichnet sich vor den übrigen Grenzstrangganglien durch seine ganz besondere Größe aus. HANDRICK (p. 32) und GIERSE (p. 79) schließen sich daher der Ansicht CHEVRELS (1887, p. 163, 169) an, daß es aus zwei miteinander verschmolzenen Ganglien entstanden ist, von denen das eine ursprünglich unter dem Trigeminus, das andere unter dem Facialis gelegen hat. COLE (1897, p. 142), welcher es unter der Bezeichnung „facial ganglion“ schildert, hält es für ein prätrematisches Ganglion. Er stellt es als das Ganglion des Palatinus und der Chorda tympani hin, hebt aber außerdem dessen sympathische Natur besonders hervor.

HERRICK (1899, p. 404) widerspricht COLE in seiner Arbeit über Menidia vor allem darin, daß im Ganglion sympathicum I Facialiselemente enthalten sein sollen, welche einem Teil der Fasern des N. palatinus zum Ursprung dienen. Wenn es mir gestattet ist, mit einigen Worten auf die Meinungsverschiedenheiten dieser beiden Autoren einzugehen, so macht es bei M. cavernosus nicht den Eindruck, als ob der N. palatinus bei dem schon erwähnten

Durchtritt (s. o.) durch das erste Sympathikusganglion neue Elemente (d. h. Geniculielemente) in sich aufnähme, da er einmal dem Ganglion gegenüber völlig isoliert erscheint, sodann nach dem Verlassen desselben an Stärke absolut nicht zugenommen hat.

Die Ganglienzellen aller sympathischen Ganglien bei M. cavernosus sind im Gegensatz zu den übrigen äußerst klein, worauf auch Cole (1897, p. 143) bei Gadus besonders hinweist. Auch das Ganglion sympathicum I zeigt bei M. cavernosus diese Eigenschaft, während es bei Argyropelecus (Handrick 1910, p. 35) aus gewöhnlichen Ganglienzellen zusammengesetzt sein soll.

Endlich sei aber noch auf eine ganz außergewöhnliche Erscheinung dieses Sympathicusganglions von M. cavernosus aufmerksam gemacht. Es handelt sich um eine Commissura transversa, welche sich unter der Hypophysis hinweg von einem Ganglion sympathicum I zu dem der anderen Kopfseite erstreckt. Unter den Ganglien der beiden Occipito-Spinalnerven befinden sich ebenfalls zwei solche Querkommissuren, welche die Grenzstränge beider Kopfseiten miteinander verbinden. Auf der Mitte der vorderen ziemlich befindet sich ein Ganglion (*Gspl*), aus welchem sich ein kräftiger Nervenstamm, bedeutend stärker als die Kommissur selbst, nach hinten erstreckt. Dieser begibt sich hinab an den Ösophagus, dem er entlangläuft und ist sicher mit dem Nervus splanchnicus identisch (*spl*) (Stannius 1849, p. 139.)

Derartige Querkommissuren treten im Rumpfteil des N. sympathicus ganz allgemein auf (Handrick, p. 33). Nirgends findet sich indessen eine Angabe, daß der Kopfteil damit ausgestattet ist. Vor allen Dingen muß das Auftreten der vordersten Kommissur, welcher ich den Namen Commissura transversa prima beilege (*ctp*), ganz überraschend wirken. Da charakteristisches Nervengewebe vorliegt, so ist eine Täuschung völlig ausgeschlossen. Ein anderer Einwurf hingegen, daß nämlich die Commissura transversa der zwei vordersten Grenzstrangganglien (*Gsk I*) eine zufällige Erscheinung des einzelnen Individuums darstellt, wäre auf die bisherigen Untersuchungen hin noch nicht zurückzuweisen.

Metamerie der Lateralnerven. Sehr interessant dürfte es sein, an die Darstellung des Nervensystems von M. cavernosus eine kurze Betrachtung der neueren Theorien, welche die moderne Nervenforschung beschäftigen, anzuschließen. Als solche sei zunächst erwähnt die Metamerie der Lateralnerven. Schon bei der

Schilderung des N. glossopharyngeus wies ich darauf hin, daß die Anschauungen über die Phylogenese der Lateralnerven divergieren. Der Streit gipfelt in der allerneuesten Zeit in der verschiedenen Deutung des R. dorsalis nervi glossopharyngei. Die Anhänger der einen Partei huldigen der Meinung, die Metamerie, welche in der regelmäßigen Anordnung der Sinneshügel, Nervenzweige, Ausführkanälchen und Schuppen des Canalis lateralis zum Ausdruck kommt, finde sich in gleicher Weise auch am Kopf des Fisches ausgeprägt und die Nerven der Seitenorgane stellten die Rami dorsales des Trigeminus V, Facialis VII, Glossopharyngeus IX und Vagus X dar. Sie wurde vor allem vertreten von Froriep and Beard (1885), Allis (1889), Ewart (1892) und Pinkus (1894).

Die andere Anschauung hingegen besagt, daß eine Metamerie in der Anordnung der Hautknochen, Sinneshügel und Lateralnerven des Kopfes nicht nachweisbar sei, dies vor allem aus dem Grunde, weil alle Seitenorgannerven die Zweige eines einzigen Nerven, des N. facialis, sind. Als Vertreter dieser Meinung sind zu erwähnen Friant (1879), Mayser (1882), Pollard (1892), Strong (1895), Kingsbury (1897), Herrick (1897) und Allis (1897). Vor allem ist auch Cole ein eifriger Verfechter der zweiten Auffassung. Schon in seiner Arbeit über Chimaera (1896) gibt er sich unzweideutig als solcher zu erkennen. In der von mir schon öfter erwähnten Arbeit über Gadus (1897, p. 154) faßt er seine Anschauung wie folgt zusammen: „This system is innervated by a series of lateral line nerves which are undoubtedly independent of any of the recognised cranial nerves, and are in fact morphologically branches of ohne trunk. The lateral line branch of the glossopharyngeal belongs to the lateralis lateral line nerve. The lateral sense-organs and nerves are precisely comparable to the auditory organ, with which they should be associated — the lateral and auditory nerves arising from a common centre in the brain which is further peculiar to this system of nerves. It is also possible that the lateral sense-organs, together with the auditory organ, in most forms arise from a common sensory anlage from the skin."

Cole betrachtet also den R. dorsalis des N. glossopharyngeus von Mustelus, Laemargus, Acipenser, Amia und von Teleostiern (Wiedersheim, l. c. p. 290) nicht als einen Ast dieses Nerven, sondern als einen Lateraliszweig, welcher zufällig in dessen Bahnen geraten ist und sich dem Verlauf desselben dauernd angeschlossen hat. Dieser Gedanke ist deshalb sehr naheliegend, weil der N. glosso-

pharyngeus und R. lateralis n. vagi bei vielen Fischen völlig miteinander verschmolzen sein können, wobei eine Abgabe von Lateralisfasern an den ersteren sehr leicht ermöglicht ist. Dies ist z. B. der Fall bei Cyclothone (GIERSE, l. c. p. 67) und ebenso bei Gadus (COLE, 1897, p. 164). Auch bei Amia ist ALLIS (1897, p. 625) der festen Überzeugung, daß an der Kreuzungsstelle der beiden hier in Frage kommenden Nerven Lateraliselemente in den Glossopharyngeus übergehen, wodurch dessen R. dorsalis gebildet wird. HALLER (1898, p. 409) tritt der Anschauung dieses Autors entschieden entgegen und bezeichnet sie als einen Irrtum. Nach STANNIUS (1849, p. 74) ist der Glossopharyngeus „bei der Mehrzahl der Fische vollkommen selbständig und mit eigener, von denen des N. vagus gesonderten Wurzel versehen". Bei Argyropelecus (HANDRICK, l. c. p. 25) verläßt der N. glossopharyngeus gemeinsam mit der Lateraliswurzel das Cranium durch ein weites Foramen, die Hauptmasse beider Wurzelportionen bleibt jedoch durchaus unvermischt.

Findet auch nicht bei allen Fischen eine Abgabe von Lateralisfasern an den N. glossopharyngeus statt, so ist deshalb die COLEsche Anschauung noch keineswegs zu verwerfen; sie ist jedoch dort unbedingt erforderlich, wo ein R. dorsalis IX vorhanden ist. Die Verschmelzung der Lateralis- und Glossopharyngeuswurzel bei solchen Arten, wo kein Dorsalast IX aufgefunden wird (Gadus, Cyclothone), deutet darauf hin, daß hier früher ein solcher vorhanden war. Wie steht es nun mit der Beschaffenheit des R. dorsalis IX bei den von WIEDERSHEIM (s. o.) aufgezählten Arten und ist die oben gestellte Bedingung der Wurzelverschmelzung des Lateralis und Glossopharyngeus erfüllt?

Da wird man erstaunt sein zu hören, daß ein R. dorsalis lateralis IX bei Haien noch ganz und gar nicht positiv erwiesen ist. EWART (1892, p. 78) und ALLIS (1889, p. 103) haben einfach die bei dem Ganoiden Amia herrschenden Verhältnisse auf Laemargus und Mustelus übertragen. Ganz auffällig tritt dies bei EWART hervor, welcher ja noch 1889 (p. 532), wo man die Arbeit ALLIS über Amia noch nicht kannte, direkt gegenteiliger Meinung ist. Ich muß die EWARTsche Handlungsweise vollkommen mißbilligen, zumal da ein R. dorsalis lateralis IX bei Haien überhaupt noch nicht beschrieben war (COLLINGE 1895, p. 297). Sollte sich die Vermutung EWARTS einst dennoch bewahrheiten, daß der R. dorsalis IX von Laemargus Lateraliselemente enthält, so geht schon

aus den Zeichnungen dieses Autors hervor, daß die Wurzeln des Glossopharyngeus und Lateralis äußerst eng beieinander liegen.

Was die Ganoiden anlangt, so ist bekanntlich bei Amia ein R. dorsalis lateralis IX entwickelt, welcher einen Sinneshügel und außerdem eine Reihe von freien Sinnesorganen innerviert. Auch wurde schon festgestellt, daß dort eine Kreuzung der Wurzeln des Lateralis und Glossopharyngeus stattfindet. Von Acipenser ist bei Goronowitsch (1888, p. 476) nur zu erfahren, daß ein Dorsalzweig des N. glossopharyngeus vorhanden ist.

Collinge (1895, p. 297) bezeichnet es als einen charakteristischen Zug (characteristic feature) der Knochenfische, daß ein Abschnitt der Seitenkanäle durch den N. glossopharyngeus innerviert wird, dieser Autor dürfte aber nicht allzuviel Berechtigung zum Ausspruch seiner Behauptung besitzen. Die Siluroiden sind die einzige Familie der Knochenfische, wo ein R. dorsalis IX beschrieben wird, welcher Seitenkanäle versorgt. Man wird eingehend darüber unterrichtet durch Collinge (l. c. p. 275), Pollard (1892, p. 525) und Herrick (1901, p. 207). Der letztere schreibt über Amiurus melas: „Within the squamosal bone the r. supratemporalis IX anastomoses with twigs from the r. cutaneous dorsalis vagi and the relations are here somewhat confused. I think, however, that this nerve contains lateralis fibers and no others."

Aus dieser Darstellung geht aufs deutlichste hervor, daß ein R. dorsalis lateralis IX in der Klasse der Fische recht selten auftritt. Als definitiv erwiesen kann ich ihn nur bei Amia und den Siluroiden betrachten. Ob er den beiden Haien Laemargus und Mustelus zukommt, erscheint entgegen den Feststellungen Ewarts und Allis noch recht zweifelhaft. Auch bei Acipenser ist es noch sehr fraglich, ob durch den R. dorsalis IX Sinneshügel innerviert werden. Sowohl nun bei Amia wie bei den Siluroiden besteht ein inniger Konnex zwischen N. lateralis und N. glossopharyngeus, sodaß eine Abgabe von Lateraliselementen an diesen mit Bestimmtheit anzunehmen ist. Der R. dorsalis lateralis IX wird daher aus Nervenfasern gebildet, welche dem gemeinsamen Lateraliszentrum entstammen. Eine Metamerie der Lateralnerven besteht daher nicht und die Anschauung Coles erweist sich als die richtigere.

Um auch die bei M. cavernosus erhaltenen Ergebnisse heranzuziehen, konstatiere ich, daß hier keine Spur eines R. dorsalis IX zu finden ist. Andererseits sind aber die Wurzeln des Lateralis und Glossopharyngeus aufs innigste miteinander verschmolzen. Die hier vorgefundenen Verhältnisse stimmen also völlig mit denen

bei Gadus überein. Dasselbe gilt von den Beziehungen zwischen den Sinushügeln und Hautknochen des Kopfes, sodaß ich Coles Ausführungen (1897, p. 149ff.) über Metamerie der Seitenorgane nichts weiter hinzuzufügen brauche.

Endlich habe ich die uns beschäftigende Frage vom Standpunkt der neuesten Forschung aus zu beleuchten. Da kommt z. B. Landacre (Zool. Jahrb. 1910, p. 176) auf Grund einer Embryonaluntersuchung der Cranialganglien zu dem Schluß: „Die Auffassung des Acusticus-Lateralissystems als spezielles Hautsystem wird durch die Embryologie gestützt.“ Überhaupt läuft die moderne Beantwortung unserer Frage auf eine Plakodenuntersuchung hinaus. Wir werden darüber durch Johnston (1905, p. 216) genügend unterrichtet.

Dieser Autor steht in seiner Anschauung über die Metamerie der Lateralnerven entschieden auf seiten Coles. Zunächst bringt er das Acustico-Lateralsystem in engste Beziehung zum allgemein somatisch sensorischen Nervensystem (p. 216) und konstatiert, daß dieses von ersterem im Facialisgebiet mehr und mehr absorbiert worden ist, wodurch sich dessen Mangel in diesem Segment erklärt (p. 223). Sodann erfahre ich weiter, daß das Lateralnervensystem in Gestalt dreier Plakoden angelegt wird, welche anfangs auf drei Segmente verteilt sind, sich später aber auf das Facialissegment konzentrieren.“ Alle übrigen Segmente sind daher phylogenetisch von Anfang an frei von Lateralelementen und es ist somit ein Ding der Unmöglichkeit, daß je eine Metamerie der Lateralnerven bestanden hat (p. 223).

Johnston weicht dadurch, daß er von drei Segmenten spricht, von der Coleschen Theorie ab. Der zwischen beiden bestehende Unterschied ist aber äußerst gering und im Prinzip stimmen sie in ihren Anschauungen vollkommen überein. Ich brauche keinen Moment im Zweifel zu sein, welchem der beiden Autoren ich mich anschließe. Es ist einleuchtend, daß die Plakodenentwicklung bei den am Ende einer Entwicklungsreihe stehenden Knochenfischen verkürzt ist und die Urzustände verwischt sind. Bei den niedrig stehenden Cyclostomen hingegen sind äußerst wahrscheinlich noch die ursprünglich herrschenden Verhältnisse anzutreffen. Was also die Theorie der Metamerie der Lateralnerven anlangt, so schließe ich mich vollkommen den Ausführungen Johnstons an, welche nur eine Erweiterung und Vervollkommnung der Coleschen Anschauung darstellen.

Die Organisation des Nervensystems. Weiter beschäftigt sich die moderne Forschung mit der Frage nach der Organisation des zentralen und peripheren Nervensystems. Das von JOHNSTON (1910) herausgegebene Werk über „The Central Nervous System of Vertebrates" hat mir hierin ausgezeichnet Aufschluß gewährt.

Der Kopf der Wirbeltiere besteht aus einer bestimmten Anzahl von Metameren oder Segmenten, welchen jedesmal ein Nervensegment oder Neuromer entspricht. Die Urzustände sind aber beim erwachsenen Tier nicht mehr zu erkennen, weil teils eine Verschiebung, andererseits eine Verschmelzung von Segmenten eingetreten ist. Um den tieferen Zusammenhang zu erforschen, hat man daher zur embryologischen Untersuchung gegriffen. Vor allem legt man aber auch Wert auf die funktionelle Deutung der Nervenstämme. Hierbei geht man davon aus, das BELLsche Gesetz, welches besagt, daß die ventralen Wurzeln motorischer, die dorsalen hingegen sensibler Natur sind, auch auf das Nervensystem des Kopfes anzuwenden. Eine augenfällige Erscheinung stellen in dieser Beziehung die Augenmuskelnerven III, IV, VI dar, welche ventral am Gehirn erscheinen und motorischen Wurzeln entsprechen. Die dazugehörigen sensiblen Wurzeln verlaufen in den Bahnen des Trigeminus und Facialis.

JOHNSTON (p. 97) teilt das gesamte Nervensystem in somatische und andererseits in viszerale Nervenelemente ein, welche wiederum je in motorische und sensible Nerven zerfallen. Er gibt (p. 120) folgende Definition: „Somatic receptive structures are those which receive their stimuli from the external surroundings and which call forth reactions toward the surroundings having to do with the animal or bodily welfare of the organism. Visceral receptive structures are those which receive stimuli from internal organs or from chemical changes in the surroundings and call forth responses having reference to the nutrition or the vegetative welfare of the organism."

Eine derartige Einteilung der Nerven, wie wir sie bei JOHNSTON vorfinden, ist ohne Zweifel von großer Wichtigkeit. Gibt sie doch die Möglichkeit an die Hand, einen Nervenstamm exakt zu analysieren. Großes Interesse bietet folgender Satz JOHNSTONS (p. 88): „The cutaneous components of one segment are homologous with the cutaneous components of all other segments, the visceral sensory components of one segment homologous with the visceral sensory components of all other segments, and so on."

Johnston geht aber in seinen Folgerungen zu weit, indem er auch den N. opticus und N. olfactorius in den Kreis seiner Betrachtungen zieht. Man hat keine Berechtigung, das Bellsche Gesetz auch auf diese beiden Nerven anwenden zu wollen. Natürlich ist das perzipierende Auge als sekundäre Ausstülpung des Gehirns ektodermal und daher der N. opticus somatisch sensorisch. Aber der N. opticus und N. olfactorius sind ja, was Johnston (p. 104) betont, keine Nerven im eigentlichen Sinn, sondern Ausstülpungen des Gehirns, in welche Nervenfasern erst sekundär hineinverlagert werden. Ganz besondere Schwierigkeit bietet Johnston der N. olfactorius dar, was dieser Autor (p. 118) selbst eingesteht: „The functional and morphological relations of the olfactory organ are most difficult of all.“ Er charakterisiert es wie folgt (p. 118): „The peripheral organ is situated in the ektoderm, the centers have wider relations with somatic motor centers“, außerdem (p. 119): „In brief it may be said that the olfactory apparatus in its fundamental and primary relations is clearly visceral receptive but that because it has come to act as a distance receptor it has acquired wider relations than any other visceral receptive organ.“

Ich betone hiermit nochmals, daß sich über die Natur des N. opticus und N. olfactorius nichts aussagen läßt. Die Urzustände des vordersten Abschnitts des Wirbeltierkopfes sind nicht mehr zu erkennen. Es hat dort eine Reduktion und Verschmelzung von Segmenten stattgefunden. Außerdem sind Muskel und Nerven vielfach gänzlich geschwunden, so daß von einer Feststellung von Lagebeziehungen nicht mehr die Rede sein kann.

In der einschlägigen Literatur machen auch andere Autoren Einwendungen gegen die Johnstonschen Hypothesen. So wendet sich z. B. Cole (1900, p. 321) gegen Herrick, indem er dessen Gliederung der somatisch sensorischen Nerven verwirft. Das Lateralnervensystem betrachtet er ebenso wie den N. opticus nicht dazu gehörig. Die Sinnesknospen der Haut hingegen rechnet er zum somatisch-sensorischen Gebiete, ebenso wie die Wärme-, Kälte- und Druckpunkte der Haut der Säugetiere. Jedem solchen Endelement entspricht eine bestimmte Sorte von Nervenfasern, welche aber keinesfalls in eine Unzahl von Systemen zu gliedern sind.

Sonach liegt auch keine Berechtigung vor, den N. acusticus mit dem Lateralnervensystem zusammenzuwerfen. Wenn auch das Seitenorgansystem mit dem Gehörorgan phylogenetisch aufs

engste zusammengehört, so steht dieses doch als spezifisches Organsystem dem ersteren nicht näher als z. B. das Sehorgan.

3. Das Kopfskelett der Macruriden.

Die anatomischen Untersuchungen SUPINOS (1901/02) an M. trachyrhynchus und mehreren anderen Fischgruppen lenkten mein Augenmerk auch auf die Beschaffenheit des Kopfskeletts einiger meiner Marcuriden. Dieser Autor widmet sich vor allem Studien über die Verknöcherung des Schädels und kommt dabei zu dem Gesamtresultat, „daß zarte Knochen und starke Entwicklung des Knorpels kein Zeichen der in großen Tiefen lebenden Knochenfische und durch einen Stillstand in der Entwicklung bedingt, sondern primär sind" (Zool. Jahrb. 1906, p. 126).

Bei meinen Untersuchungen wurde Methylgrün zur Charakterisierung von Knorpel verwandt. Die neueste Methode der Färbung von Knochen mit Alizarin und des Bleichens von Knorpel nach Prof. SPALTEHOLZ gelangte leider zu spät zur Kenntnisnahme. Es zeigt sich nun, daß sehr große Macruriden wie z. B. ein 50 cm langer M. flabellispinis einen total verknöcherten Schädel aufweisen und somit völlige Übereinstimmung mit den an Trachyrhynchus gemachten SUPINOschen Feststellungen zeigen.

Etwas anders schon liegen die Verhältnisse bei einem 30 cm langen Petersoni. Da bestehen das Hyomandibulare, Symplecticum und die Radii branchiostegi zum größten Zeil aus Knorpel.

Ein total abweichendes Bild gewährt aber der Schädel von M. cavernosus (7,5 cm), über den meine Schnittserie (Fig. 43—45) Aufschluß gibt. Fast die gesamte Schädelkapsel, die Ossa pharyngea, das Hyomandibulare und das Hyoid zeigen keine Spur von Knochen; ob überhaupt welcher vorhanden ist, läßt sich leider nicht bestimmt entscheiden. Da keine spezifische Knochenfärbung verwandt worden ist, so kann man nicht erkennen, ob die bindegewebig präformierten Schädelpartien, wie Nasale, Frontale, Parietale, Opercularia und Orbitalia den Verknöcherungsprozeß schon teilweise eingeleitet haben. Am Frontale scheint es bestimmt nicht der Fall zu sein, am Parietale hingegen macht es den Eindruck, als ob schon Knochen entwickelt sei.

Die Vermutung liegt nahe, daß ich in dem 7,5 cm langen M. cavernosus ein jugendliches Individuum vor mir habe, bei welchem die Verknöcherung noch keine Fortschritte gemacht hat. Es muß aber auffällig erscheinen, daß ein Fisch von solcher Länge

noch nicht am Ende seiner Entwicklung angekommen ist. Ohne Zweifel habe ich im Gegensatz zur Supinoschen Anschauung anzunehmen, daß die langsame Entwicklung dieser Macrurus-Art dem Einfluß der Tiefsee zugeschrieben werden muß. Sicherlich wäre es von allergrößtem Interesse, einmal zu untersuchen, in welcher Weise der Verknöcherungsprozeß bei M. cavernosus sich später vollzieht. Da bisher nur Exemplare von höchstens 17 cm Länge gefangen wurden, so ist es nicht ausgeschlossen, daß die Verknöcherung bei dieser Art nicht den gleichen Grad erreicht wie bei Gadus und den übrigen Macruriden. Zum Schluß endlich sei noch bemerkt, daß auch Handrick (l. c. p. 3) bei Argyropelecus und Greise (l. c. p. 8) bei Cyclothone die knorpelige Beschaffenheit der Hirnschädel dieser Fische konstatieren.

B. Vergleichender Abschnitt.

I. Die Seitenkanäle des Kopfes der untersuchten Macruriden.

Bei einer oberflächlichen Betrachtung aller zehn untersuchten Macruriden erhält man ein recht wechselvolles Bild, und doch hat sich schließlich auf Grund meiner Untersuchung ergeben, daß das Seitenkanalsystem die größte Einheitlichkeit an den Tag legt. Schon bei makroskopischer Betrachtung ergibt sich, daß das gesamte Kanalsystem aus Knochenrinnen besteht, die von der sich darüberlegenden Epidermis verschlossen werden. Es liegen also überall nur verdeckte Seitenkanäle vor. Eine schwache Andeutung von Knochenröhren bietet sich in einigen über die Seitenkanäle gespannten Knochenbögen dar. Letztere sind von einer bindegewebigen, glasig hellen Haut ausgekleidet, welche durch Entfernen der Epidermis leicht sichtbar gemacht wird. Infolge der Einwirkung der Konservierungsflüssigkeit ist diese Membran, welche den eigentlichen Seitenkanal darstellt, vielfach vom Knochen abgehoben. Meist ist sie von braunen Pigmentkörperchen oder silberglänzenden Guaninkristallen reichlich durchsetzt.

Bei Lepidoleprus, Umbrina und Corvina, wo ebenfalls sehr weite Seitenkanäle vorkommen, schildert LEYDIG (1851, p. 236) ganz gleiche Verhältnisse: „Die eigentlichen sogenannten Schleimkanäle sind Röhren, deren Membran aus Bindegewebe besteht; sie sind zu ihrem Schutze in weite Knochenräume der eigentlichen Kopfknochen oder besondere Schleimröhrenknochen (Stannius) eingelegt. Diese knöcherne Umhüllung ist aber nach der äußeren Seite hin nicht vollständig geschlossen, sondern die hier fehlende Wand ist durch Knochenbrücken ersetzt, daher kommt es, daß die äußere Haut unmittelbar die eigentliche Membran des Schleimkanals in weiten Strecken berührt, sich aber ohne Verletzung des Schleimkanals leicht abheben läßt.“ Dieser Autor erwähnt schließlich ebenfalls silberfarbenes Pigment der Bindegewebsmembran, welch letztere aus plattrundlichen Zellen besteht, zwischen die Schleimzellen eingelagert sind.

Ich mache die Wahrnehmung, daß bei allen Macruriden im Prinzip genau dieselben Kanalpartien vorhanden sind. Überall finde ich einen Supraorbitalkanal (Fig. 1, 25, *SO.*), welcher über

dem Auge nach hinten verläuft, einen Infraorbitalkanal (*JO*), der sich unter dem Auge nach hinten zieht und mit ersterem vereinigt, und schließlich einen einheitlichen Operculo-Mandibularkanal (*OM*), welcher sich über den Unterkiefer und weiter über das Präoperculum erstreckt. Alle Kanäle sind ausnahmslos vorn blind geschlossen. Daher stehen auch Infraorbital- und Supraorbitalkanal an der Spitze des Kopfes miteinander nicht in Kommunikation. Der Verlauf des ersteren hinter dem Auge ist vollkommen einheitlich. Er erstreckt sich über Suborbitale 6, Postfrontale nach oben und weiter kaudalwärts. Letzteres trägt einen tiefen seitlichen Einschnitt, um den Infraorbitalkanal in sich aufzunehmen. Das Zusammentreffen von Supra- und Infraorbitalkanal erfolgt einheitlich auf dem Postfrontale, während dies bei anderen Fischen auf dem Frontale geschieht (Allis 1889, Taf. XLI, Fig. 45 und Cole Taf. XXII, Fig. 1).

Der Opercularkanal ist bei allen Macruriden mit dem Mandibularkanal durch eine weite Öffnung verbunden und stellt mit ihm ein gemeinsames System dar. Auf dem oberen Ende des Präoperculums ist er im Gegensatz zu Amia calva (Allis, l. c. p. 473), bei welchem ein häutiges Kanalstück die Verbindung mit dem Scapularkanal herstellt, blind geschlossen. Weiter ist nach Allis die Kommunikation eines einheitlichen Operculo-Mandibularkanals mit dem Scapularkanal eine äußerst seltene Erscheinung.

Was die Kommissuren anlangt, so scheint eine einheitliche Commissura frontalis nicht gegenwärtig zu sein, da sie bei allen Coelorhynchern fehlt (s. u.). Eine Commissura occipitalis, welche die Kommunikationen zwischen den beiden Scapularkanälen herstellen soll, fehlt bei den Macruriden durchaus. An ihrer Stelle finde ich überall einen blinden Seitenzweig des Scapularkanals (Fig. 1, 25 *Coc*) vor, welchen auch Cole (1897, p. 121) bei Gadus feststellt. Da die Innervation des vorliegenden Kanalzweiges der Macruriden von seiten des N. lateralis geschieht, so bin ich nach Coles Ansicht berechtigt, ihn völlig homolog einer Commissura occipitalis zu setzen.

Eine weitere Übereinstimmung meiner 10 Macruriden ist darin zu erblicken, daß die Zahl der Sinneshügel jeder Kopfseite 33 beträgt, und daß sie ganz gleichmäßig auf die einzelnen Kanalpartien verteilt sind. Der Supraorbitalkanal enthält ihrer stets 5, der Infraorbitalkanal 16, der Mandibulatkanal 7, und der Opercularkanal 5 Nervenendhügel. Bei jenen Macruriden, wo Membrana transversa II ausgebildet ist, sind allerdings makroskopisch nur

4 Endhügel im Supraorbitalkanal zu sehen. Wie aber schon oben an M. cavernosus gezeigt wurde, liegt dieser Sinneshügel (Fig. 25 u. 26 E_5) als rudimentäres Gebilde unter der erwähnten Mambran (Mt_2) verborgen.

Bevor ich auf die Differenzen der Seitenkanäle der einzelnen Arten zu sprechen komme, sei hier auf einige Abweichungen in der Literatur hingewiesen. Garman gibt in seinem Werke „The Fishes" (1899) die Abbildung der Seitenorgane zweier Macruriden wieder. Die erstere, welche Macrurus canus (Taf. LXXXIV) darstellt, zeigt völlige Übereinstimmung mit den an meinen Arten gemachten Befunden, abgesehen davon, daß Supra- und Infraorbitalkanal an der Spitze des Kopfes miteinander kommunizieren. Da aber keiner meiner Macruriden diese Eigentümlichkeit zeigt, so darf ich wohl bestimmt annehmen, daß Garman in dieser Hinsicht einen Irrtum begangen hat. Ganz eigenartig muß mich aber die Zeichnung der Seitenorgane von M. anguliceps (Taf. LXXXIII, Fig. 2) anmuten. Dieser enthält nämlich nicht wie alle untersuchten Macruriden jederseits 33, sondern 35 Sinneshügel. Es macht so den Eindruck, als ob dieser Tiefseefisch infolge der Anpassung an neue biologische Verhältnisse die gleiche Gestalt wie die Macruriden erworben hat, in Wirklichkeit aber nur wenige verwandtschaftliche Beziehungen besitzt. Nur eine genaue anatomische Untersuchung dieses M. anguliceps kann hierüber Aufschluß erteilen.

Auch v. Lendenfeld (1905, p. 202) liefert eine Beschreibung der Seitenorgane von M. canus (Taf. 5). Ohne von Garmans Befunden Notiz zu nehmen, stellt er die unwahrscheinliche Zahl von 40 Sinneshügeln in den Seitenkanälen dieses Fisches fest.

Neben den einheitlichen Merkmalen seien endlich auch die hauptsächlichsten Unterschiede zwischen den Lateralsystemen der einzelnen Arten meiner Macruriden hervorgehoben. Der Verlauf und die Beschaffenheit der Seitensinnesorgane der drei Arten der Subgenus Coelorhynchus (M. flabellispinis, M. parallelus und M. fasciatus) stimmen in jeder Beziehung völlig miteinander überein. Einige wichtige Merkmale unterscheiden sie aber von den übrigen Macruriden. So ist das Zusammentreffen des Supra- und Infraorbitalkanals eigenartig eingerichtet, insofern beide in eine gemeinsame, unter dem Os nasale gelegenen Kammer münden, worin die sie trennende Membrana transversa I (Fig. 1 Mt_1) horizontal ausgespannt ist. In ähnlicher Weise sind Infra- und Opercularkanal, welche beide eine einheitliche Röhre darstellen, durch M. transversa III voneinander geschieden.

Durch das Auftreten der beiden erwähnten Membranen tritt keine prinzipielle Änderung im Verlauf des Seitenkanalsystems ein. Dies geschieht aber durch das Vorhandensein der Membrana intermedia (*Mi*), welche die beiden Supraorbitalkanäle in der Längsrichtung voneinander trennt. Sie stört das einheitliche Bild der Seitenkanäle der Macruriden, da durch ihre Ausbildung die bei allen übrigen untersuchten Macruriden vorhandene Frontalkommissur aufgehoben wird. Es mußte daher freudig überraschen, als sich herausstellte, daß M. intermedia sowie alle bei Macruriden auftretenden Membranen eine sekundäre Bildung darstellen (s. u. p. 98ff.). Bei keinem der drei Coelorhyncher ist M. transversa II vorhanden, weshalb Sinneshügel E_5 des Supraorbitalkanals normal entwickelt ist. Sinneshügel E_3 des Supraorbitalkanals liegt parallel zu E_2, d. h. quer zur Längsachse des Fisches.

Das gesamte Kanalsystem der Subgenus Coelorhynchus zerfällt demnach in 4 natürliche Abschnitte. Zunächst liegen zu beiden Seiten des Kopfes zwei vollkommen isolierte Kanalkreise, welche vom Supra- umd Infraorbitalkanal formiert werden. Außerdem sind die beiden Operculo-Mandibularkanäle zugegen, welche direkt an erstere angefügt sind, ohne allerdings mit ihnen in Kommunikation zu stehen (Fig. 1, 6, 8).

Keineswegs so einheitlich gestaltet sich das Seitenkanalsystem der 4 Vertreter der Subgenus Macrurus. Wohl kommen Infraorbital- und Operculo-Mandibularkanal stets sehr dicht aneinanderzuliegen. Bei M. Petersoni geschieht aber die Trennung nicht durch eine zarte Membran, sondern durch eine aus dem Kanalboden sich herauswölbende, quer zum Opercularkanal gestellte Knochenwand. M. investigatoris und semiquincunciatus zeigen an der betreffenden Stelle ein Verwachsen der äußeren Kanalwand mit dem Kanalboden, wodurch ebenfalls eine Scheidung der Kanäle hervorgerufen wird. Bei M. macrolophus hingegen findet sich schon eine M. transversa III, welche allerdings nicht die gleiche Dimension aufzuweisen hat wie bei Coelorhynchus.

Überhaupt konstatiere ich eine auffällige Verwandtschaft von M. macrolophus zu dieser Untergattung. Aus der Gestaltung der Seitenkanäle des erwähnten Macruriden ergibt sich, daß er geradezu eine Zwischenstellung zwischen Macrurus und Coelorhynchus einnimmt. Als einziger Nichtcoelorhyncher besitzt er eine M. transversa I, und das Zusammentreffen von Supra- und Infraorbitalkanal geht in genau derselben Weise vor sich, wie bei Coelorhynchus. Membrana transversa II fehlt und ist überhaupt nur bei M. Peter-

soni vorhanden, wo daher auch Sinneshügel E_5 des Supraorbitalkanals rudimentär ist und unter dieser Membran versteckt liegt. Bei M. macrolophus, ebenso bei M. investigatoris und M. semiquincunciatus ist er übereinstimmend mit Coelorhynchus normal entwickelt. Ein tiefer Supraorbitalraum wie bei M. Petersoni fehlt bei ersterem und nur eine flache Frontalkommissur ist an seiner Stelle vorhanden. Die Lage von Sinneshügel E_3 des Supraorbitalkanals ist wie bei Coelorhynchus parallel zu E_2 und nicht wie bei Petersoni um 45⁰ gedreht. Auch die Gestalt der Sinneshügel ist hier von Bedeutung. M. macrolophus, M. investigatoris und M. semiquincunciatus zeigen langgestreckte Sinneshügel, welche ebenso wie bei Coelorhynchus mit runden Sinneszellenpolstern ausgestattet sind. Letztere hingegen sind bei M. Petersoni länglich gestaltet.

Nach dieser Darstellung bestehen eine große Zahl verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen Macrurus macrolophus und der Subgenus Coelorhynchus. Das Seitenkanalsystem der ersteren harmoniert mit Macrurus Petersoni nur im Fehlen einer M. intermedia und im Vorhandensein einer Commissura frontalis (Fig. 14, 16, 17, 18).

Die Anzahl der Kanalpartien bei den vier Arten der Subgenus Macrurus kann natürlich nicht einheitlich sein. Stets bilden die beiden Supraorbitalkanäle zusammen einen gemeinsamen Abschnitt. Für M. Petersoni ergeben sich daher 5, bei den übrigen drei Arten hingegen nur 3 Kanalpartien, weil hier infolge des Mangels von M. transversa II Supra- und Infraorbitalkanal zusammen ein gemeinsames System bilden.

In der Gestaltung der Seitenkanäle schließt sich M. laevis (Fig. 19) aufs engste an M. Petersoni an. Bei jenem findet sich, wenn auch nicht in der gleichen Ausdehnung, M. transversa II, außerdem ist genau dieselbe Methode der Trennung des Infraorbital- vom Opercularkanal verwandt.

Unter allen untersuchten Macruriden zeichnet sich vor allem M. cavernosus (Fig. 25) durch bessonders vervollkommnete Seitenorgane aus, wie dies aus der später (s. p. 97) angeführten Tabelle ersichtlich ist. Das Kanalsystem dieser Art besitzt eine enorme Weite, und die Sinneshügel des Kopfes sind verhältnismäßig sehr groß. Sodann ist sowohl M. transversa II wie auch M. transversa III ausgebildet, und es sei besonders hervorgehoben, daß M. cavernosus der einzige Macruride ist, wo diese beiden Membranen zu gleicher Zeit vorhanden sind. Im Verlauf und in der Gestaltung der Kopf-

kanäle schließt sich diese Art ebenfalls wie die vorige völlig an M. Petersoni an.

Schließlich komme ich zur Betrachtung des gänzlich isoliert stehenden Bathygadus longifilis (Fig. 31). Für den ersten Augenblick hält man es kaum für möglich, daß das Seitenkanalsystem dieses Fisches mit dem der übrigen Macruriden in Einklang zu bringen ist. Er trägt seinen Namen mit vollem Recht und zeigt beinahe größere Verwandtschaft zu Gadus (Cole 1897) als zu den übrigen Macruriden. An ihm fallen die relativ sehr schmalen Kopfkanäle und die kleinen, kaum mit bloßem Auge zu erkennenden Sinneshügel auf. Weiter kann ich nicht eine Spur einer der sonst aufgefundenen Membranen entdecken. Zwischen Maxillar- und Opercularkanal wäre M. transversa III auch einfach unmöglich, da sich die beiden Systeme bei Barthygadus überhaupt nicht berühren, sondern in einer Entfernung von 3 mm aneinander vorbeilaufen. Diese Macruriden-Art besitzt natürlich, ebenso wie M. investigatoris und M. semiquincunciatus nur drei Kanalabschnitte, da M. transversa II nicht zugegen ist.

Bei einer vergleichenden Betrachtung aller 10 untersuchten Macruriden geht deutlich hervor, daß sich eine scharfe Abstufung in der Stärke der Entfaltung des Lateralsystems bemerkbar macht, was eine Differenzierung des Aussehens und inneren Baues des Schädels der einzelnen Arten verursacht. Die Seitenkanäle der Coelorhyncher z. B. stellen riesige Hohlräume dar, welche bei großen Exemplaren dieses Subgenus besonders auffällig ausgebildet sind. Bei Bathygadus longifilis hingegen scheinen die Seitensinnesorgane am schwächsten entwickelt zu sein; sei es nun, daß diese Art mit der Einwanderung in die Tiefsee erst später begonnen hat, als alle übrigen Macruriden, sei es, daß andere Momente in Frage kommen (s. u.). Brauer (1906, p. 342) bemerkt folgendes hierzu: „Wie dem auch sein mag, ob die Artdifferenzierung schon im Litoral oder erst in der Tiefsee oder für einige hier, für andere dort erfolgt ist, auf jeden Fall scheint mir der Punkt nicht zweifelhaft zu sein, daß die Macruriden entlang den Küsten und ihren Abfällen in die Tiefsee eingewandert sind."

Um die verschieden starke Entwicklung der Seitenorgane der einzelnen Arten auch durch Zahlen kenntlich zu machen, wurde die Weite des Supraorbitalkanals über dem Bulbus oculi, desgleichen die Länge des Sinneshügels E_{11} im Infraorbitalkanal festgestellt. Die dabei erhaltenen Zahlen dividierte ich dann durch die Länge des betreffenden Fisches, wobei sich folgende Werte ergaben:

			Sinneshügel	Seitenkanal
Macrurus	Coelorhynchus	flabellispinis	0,14	0,20
,,	,,	parallelus	0,14	0,21
,,	,,	fasciatus	0,13	0,20
,,	Macrurus	Petersoni	0,13	0,23
,,	,,	investigatoris	0,12	0,16
,,	,,	semiquincunciatus	0,10	0,17
,,	,,	macrolophus	0,15	0,20
,,	Malacocephalus	laevis	0,12	0,19
,,	Mystaconurus	cavernosus	0,16	0,33
Bathygadus longifilis			0,08	0,11

Diese Übersicht bestätigt nur nochmals das, was schon oben über die verschieden starke Entwicklung der Seitenorgane der Macruriden gesagt worden ist. Die größten Zahlenwerte haben M. cavernosus. M. macrolophus und die Coelorhyncher aufzuweisen.

Die Membranen. Bei den Seitensinnesorganen der Macruriden habe ich eine völlig neue Erscheinung, nämlich die Ausbildung der Membranen zu konstatieren. Ein Blick auf sämtliche untersuchte Arten läßt bei ihrer Differenzierung die Tendenz erkennen, das Seitenkanalsystem möglichst zu einem einheitlichen Röhrensystem zu gestalten und durch neu geschaffene, dünne, hyaline Membranen in mehrere Kanalabschnitte einzuteilen. Ich treffe sie an vier verschiedenen Stellen des Kanalsystems an und lege ihnen, ihrer Lage entsprechend, folgende Namen bei:

1. Membrana transversa I.
2. Membrana intermedia.
3. Membrana transversa II.
4. Membrana transversa III.

Erstere scheidet Supra- und Infraorbitalkanal voneinander, die beide in eine gemeinsame, unter dem Rostrum gelegene Kammer münden, in welcher die erwähnte Membran horizontal ausgespannt ist. Membrana intermedia trennt die beiden Supraorbitalkanäle in der Längsrichtung voneinander und erstreckt sich demgemäß in rostro-kaudaler Richtung. Wie schon hervorgehoben, wird durch ihre Anwesenheit die bei den meisten Macruriden auftretende Commissura frontalis aufgehoben. M. transversa II liegt quer im Supraorbitalkanal auf dem hinteren Abschnitt des Frontale und M. transversa III trennt den Opercular- vom Maxillarkanal.

Alle vier Membranen sind bei keiner Art gleichzeitig ausgebildet. Aber je mehr davon vorhanden sind, um so weiter und vollkommener erscheint das Seitenkanalsystem des betreffenden

Macruriden. So konstatiere ich bei der Untergattung Coelorhynchus M. intermedia, M. transversa I und M. transversa III. Macrurus Petersoni und M. laevis besitzen nur M. transversa II. Bei M. investigatoris und M. semiquincunciatus ließe sich eine Andeutung von M. transversa III erkennen. M. macrolophus zeigt diese Membran schon bedeutend besser entwickelt, desgleichen ist dort M. transversa I vorhanden. Relativ sehr günstige Verhältnisse hat M. cavernosus aufzuweisen, wo M. transversa II und M. transversa III in aller Vollkommenheit gleichzeitig entwickelt sind. Wie schon angedeutet, ist bei Bathygadus longifilis nicht eine Spur einer Membran zu entdecken.

Schon oben wies ich darauf hin, daß das Seitenkanalsystem der Macruriden möglichst zu einer einzigen Röhre vereinigt wird. Dies beobachtet man am deutlichsten an der Veränderung der Lagebeziehung des Operculo-Mandibularkanals zum Infraorbitalkanal. Bei Bathygadus haben diese beiden Systeme nichst miteinander gemein, was nach Cole (1897, Pl. 22) bei Gadus ebenfalls der Fall ist. In Bathygadus habe ich daher sehr wahrscheinlich die Übergangsform zwischen Macruriden und Gadiden zu suchen. Die erwähnten Kanalpartien kommen infolge der mächtigen Erweiterung der Seitenkanäle bei den einzelnen Arten immer enger aneinander zu liegen, sodaß schließlich nur noch M. transversa III als Scheidewand dazwischengeschaltet ist. Letzteres gilt für M. cavernosus, M. macrolophus und für die drei Coelorhyncher. M. Petersoni und M. laevis besitzt die trennende Wand als knöcherne Konsistenz. Dasselbe Verhältnis, wie bei Opercular- und Maxillarkanal findet sich wieder beim Zusammentreffen von Supra- und Infraorbitalkanal an der Spitze des Kopfes. Diese beiden berühren sich bei M. macrolophus und den Coelorhynchern ebenfalls in einer weiten Fläche, der M. transversa I.

Theorien über die Seitenorgane der Macruriden. Die Anordnung und Stellung der eben geschilderten Membranen führen mich zu einigen Schlußfolgerungen in bezug auf die stammesgeschichtliche Entwicklung der Macruriden. Ich erwähnte schon, daß diese Membranen eine sekundäre Bildung darstellen müssen und füge außerdem noch hinzu, daß die Vorfahren der Macruriden nicht ebenso weite Seitenkanäle wie diese besessen haben.

Zum Beweis dieser Behauptungen gehe ich von der bei M. cavernosus gemachten Beobachtung aus, daß Sinneshügel E_5 des Supraorbitalkanals ein rudimentäres Gebilde darstellt (Fig. 25,

26). Mikroskopisch ist er wohl deutlich zu erkennen, seine Größe beträgt aber nur ein Sechstel der im Supraorbitalkanal gelegenen Sinneshügel. Außerdem ist seine Lage recht eigentümlich. Er befindet sich gerade dort im Seitenkanal, wo M. transversa II ausgespannt ist. Diese ist an ihrer Basis geschlitzt und in der dadurch gebildeten winzigen Kammer finde ich den vermißten Sinneshügel vor. Der dazugehörige Nerv zeigt noch beinahe die gleiche Stärke wie die der übrigen Nervenendhügel des Supraorbitalkanals (Taf. I u. II f_5), ein Hinweis darauf, daß ein Nerv noch lange erhalten bleiben kann, wenn das von ihm innervierte Organ schon längst in der Rückbildung begriffen ist.

Nun vermisse ich besagten Sinneshügel makroskopisch auch bei allen den Macruriden, wo eine M. transversa II vorhanden ist, also bei M. Petersoni und M. laevis. Andrerseits finde ich ihn überall dort normal entwickelt, wo diese Membran fehlt. Als selbstverständlich darf wohl hingenommen werden, daß zunächst alle Sinneshügel der Seitenkanäle der Macruriden normal vorhanden waren. Kein anderer Gedanke liegt daher näher, als anzunehmen, daß das Erscheinen von M. transversa II den Sinneshügel E_5 des Supraorbitalkanals in seiner normalen Entwicklung gehemmt hat, und daß diese Membran ein sekundäres Gebilde im Seitenkanalsystem der Macruriden darstellt.

Weiter vermißte ich bei allen Coelorhynchern das Vorhandensein einer Commissura frontalis. Ursprünglich war auch sie sicher anwesend, wurde aber durch das Erscheinen von M. intermedia aufgehoben. Daher kann kein Zweifel bestehen, daß auch diese Membran eine sekundäre Bildung ist. Endlich halte ich mich zu der weiteren Schlußfolgerung für berechtigt, daß alle vier bei Macruriden auftretenden Membranen eine sekundäre Erscheinung in den Seitenkanälen dieser Fische darstellen.

Bei der Schilderung der Membranen wurde schon hervorgehoben, daß sie recht ungleichmäßig auf die einzelnen Arten verteilt sind. Bathygadus longifilis besitzt deren keine, hat aber sehr schmale Seitenkanäle und äußerst kleine Sinneshügel. Macruriden hingegen mit vielen Membranen haben große Sinneshügel und äußerst weite Seitenkanäle aufzuweisen. Daraus geht hervor, daß eine Entwicklung der Membranen Hand in Hand mit der Erweiterung und Vervollkommnung der Seitenorgane gegangen ist. Alle Macruriden besaßen daher dereinst schmale Seitenkanäle ohne Membranen mit kleinen Sinneshügeln, und Bathygadus longifilis stellt gewissermaßen eine Art Urtypus dieser Fischfamilie dar.

II. Macruriden verglichen mit anderen Formen.

Die eigentlichen Ahnen der Macruriden sind nun sicherlich in den Gadiden zu erblicken. Zu dieser Ansicht werde ich dadurch veranlaßt, daß diese beiden Fischfamilien die denkbar größte Verwandtschaft besitzen und daß speziell Bathygadus longifilis in engerer Beziehung zu den Gadiden als zu den übrigen Arten der untersuchten Macruriden zu stehen scheint. Meine Aufgabe ist es daher jetzt, einen eingehenden Vergleich zwischen Macruriden und Gadiden anzustellen, wobei ich die schon öfters erwähnten, ausgezeichneten Untersuchungen COLES (1897) über Gadus morrhua und G. virens verwende. Schon frühere Autoren weisen auf Grund anatomischer Untersuchungen auf die innige Verwandtschaft dieser beiden Familien hin. So lese ich bei REGAN (1903, p. 465) folgendes über Gadus: „Closely allied to the Macrurorinae (Macruronus, Steindachneria), from which they differ only in the more anterior ventrals, which have 1—9 rays, and in having a separate caudal fin. Frontal bones united to form an undivided plate (except in Merluccius), as in the more specialized Macruridae." „It has already been pointed out by Mr. BOULENGER (1902, p. 295) that the Gadidae must be derived from fishes like the Macruridae." Nachdem es geglückt ist, alle untersuchten Arten der Macruriden auf ein einheitliches Prinzip zurückzuführen, so stehen keine Schwierigkeiten mehr im Wege, einen Vergleich mit den Gadiden durchzuführen.

Legt man einen Gadus- und einen Coelorhyncherschädel nebeneinander, so dürfte kaum jemand vermuten, daß die beiden Fische, äußerlich betrachtet, nähere verwandtschaftliche Beziehungen aufweisen. Vor allen Dingen ist es die große Differenz in der Weite der Seitenkanäle, welche das grundverschiedene Aussehen des Kopfes verursacht. In Wirklichkeit stimmt das Seitenorgansystem der Macruriden mit dem der Gadiden aufs engste überein. Die wichtigsten gemeinsamen Merkmale seien hier kurz hervorgehoben (vgl. COLE 1897, Taf. XXII, Fig. 2). Der Supraorbitalkanal bildet mit dem Infraorbitalkanal an der Spitze des Kopfes keine Kommunikation, überhaupt enden alle Seitenkanäle nach vorn zu blind. Weiter stellt der Opercularkanal zusammen mit dem Mandibularkanal ein einheitliches System dar und steht mit dem Scapularkanal in keiner Beziehung. Bei keinem der untersuchten Macruriden wurde eine Verbindung zwischen Opercular- und Maxillarkanal

festgestellt, obwohl die beiden Kanalpartien bei einigen Arten äußerst eng aneinander liegen. Bei beiden Fischfamilien ist ein blinder Seitenast des Scapularkanals vorhanden, welcher einer Commissura occipitalis entspricht. Weiter beträgt die Anzahl der Sinneshügel bei Macrurus wie bei Gadus jederseits 33, welche in genau demselben Verhältnis auf die einzelnen Seitenkanäle verteilt sind.

Fernerhin ist die Lagebeziehung der einzelnen Sinneshügel zu den Hautknochen völlig übereinstimmend. Der Infraorbitalring zeigt bei Macrurus genau dieselbe Gliederung wie bei Gadus. Es ergeben sich eine ganze Reihe verwandter anatomischer Beziehungen. So sind zur Innervation der 33 Sinneshügel bei Gadus und Macrurus die gleiche Anzahl Nervenästchen erforderlich. Überhaupt zeigt die Anordnung des gesamten Nervensystems von M. cavernosus eine höchst auffällige Verwandtschaft zu Gadus. Ich erinnere nur an das Vorhandensein eines R. lateralis accessorius, sodann an das Fehlen eines R. dorsalis nervi glossopharyngei und eines R. mandibularis internus. Auch die engen Lagebeziehungen des R. ophthalmicus profundus und superficialis sind für die beiden Fische charakteristisch. Im Gehörorgan deutet das Fehlen einer Macula neglecta und eines Canalis utriculo-saccularis sowohl bei Macrurus wie bei Gadus auf eine nähere Verwandtschaft beider hin.

Die Differenzen, welche zwischen den Seitenorganen der Gadiden und der Macruriden bestehen, sind zumeist eine Folge der riesigen Erweiterung der Seitenkanäle der einzelnen Arten. So kommen Opercular- und Maxillarkanal bei einigen Arten (Subgenus Coelorhynchus) äußerst dicht nebeneinander zu liegen, während sie bei Gadus (auch Bathygadus longifilis) sehr weit entfernt aneinander vorbeilaufen. Bei den Gadiden gibt es keine der vier bei den meisten Macruriden vorgefundenen Membranen. Ich hob schon hervor, daß die Vereinigung des Supra- und Infraorbitalkanals bei Gadus auf dem Frontale, bei Macrurus hingegen auf dem Postfrontale vor sich geht. Infolge der Breite des Postorbitalabschnitts des Infraorbitalkanals zieht sich dieser hinter dem Auge zu weit nach hinten, sodaß der Infraorbitalring nicht mehr am Frontale wie bei Gadus, sondern am Postfrontale angesetzt ist. Bei den Gadiden biegt außerdem der Postorbitalkanal rostrad um, sodaß er im spitzen Winkel mit dem Scapularabschnitt des Infraorbitalkanals zusammentrifft. Bei den Macruriden wäre dies wegen der enormen Breite der Kanäle direkt unmöglich, und die beiden in Frage kommenden Abschnitte des Infraorbitalkanals treffen im rechten Winkel aufeinander.

Die Seitenkanäle der Gadiden sind zumeist völlig in die Schädelknochen verlagert (COLE 1897, p. 122 ff.), die der Macruriden hingegen stellen größtenteils nur Knochenrinnen dar. Betrachtet man einen Gadusschädel aufmerksam, so zeigt sich, daß die Knochenröhren ein wenig über die Oberfläche des Schädels herausgewölbt erscheinen. Am vordersten Abschnitt des Supraorbitalkanals lassen sich deutlich zwei Knochenlamellen unterscheiden, welche sich schräg aneinanderlegen und dadurch den Seitenkanal bilden, weiter hinten aber völlig miteinander verwachsen sind. Zur Bildung des Scapularkanals andererseits dient nur eine einzige Knochenlamelle. Diese erscheint nach der Seite geschlagen und ist mit dem Schädel nur teilweise verwachsen, so daß noch vorhandene schmale Spalten ähnlich wie die Rinnen der Macruriden erst durch die sich darüber lagernde Epidermis verschlossen werden. Die weiten Seitenkanäle der letzteren lassen sich nun in der Weise aus den schmalen Kanälen von Gadus entstanden denken, daß sich die Knochenlamellen voneinander ablösen und aufrichten und die offene Seite der gebildeten Rinnen von der Epidermis überdeckt wird [1]).

Ein weiterer Unterschied ist zwischen Macruriden und Gadiden zu erwähnen, der aber mit der Erweiterung der Seitenorgane jener nicht in Zusammenhang steht: die Sinneshügel der Gadiden sind mit ihrer Längsachse parallel zur Verlaufsrichtung der Seitenkanäle gelagert, während sie bei den Macruriden quer dazu liegen. Zuweilen haben sie eine schiefe Stellung, was aber derartig gedeutet werden kann, daß der Seitenkanal an der betreffenden Stelle eine Kurve beschreibt und die darin gelegenen Sinneshügel eine Schwenkung im Sinne der Kanalkrümmung ausgeführt

1) Es sei hervorgehoben, daß COLE den Scapularkanal nicht mit zum Kopfkanalsystem, sondern zum Canalis lateralis rechnet, weil die darin liegenden Sinneshügel vom R. lateralis innerviert werden (Fig. 25). Ich kann aber die gleiche Einteilung des Seitenkanalsystems der Macruriden nicht treffen, da deren Kopfkanalsystem von Natur durch riesige Weite sehr charakteristisch gekennzeichnet ist. Der Canalis lateralis beginnt hinter dem Scapularkanal und ist bei allen Macruriden gegen diesen scharf abgesetzt. Andererseits folge ich dem Beispiele COLEs darin, daß ich den Supraorbitalkanal bis dicht hinter Sinneshügel E_5 rechne, obgleich M. transversa II bei einigen Macruriden eine ideale natürliche Grenze bildet. Daher erstreckt sich hiernach der Infraorbitalkanal über Suborbitale 6, Postfrontale nach dem Frontale, kehrt hier zurück und verläuft wiederum über das Postfrontale nach hinten.

haben. Die Querstellung der Sinneshügel bei den Macruriden scheint übrigens eine Ausnahmeerscheinung darzustellen, da auch Merkel (1880, p. 21), Bodenstein (1882, p. 19) und Allis (1889, Taf. XLII, Fig. 49) in ihren Befunden mit Cole übereinstimmen.

Endlich habe ich noch der Ausfuhrkanäle des Kopfes zu gedenken. Leider konnte ich deren nur einen, und zwar bei M. cavernosus (Fig. 30) konstatieren. Der einzelne Fall läßt aber erkennen, daß, falls überhaupt solche vorhanden sind, sie bei den Macruriden ganz besondere Gestalt besitzen. Sie sind nicht wie bei Gadus den Seitenkanälen außen angehängt, sondern verlaufen in den Kanalräumen und münden in einer sehr feinen Öffnung nach außen.

Aus diesem Vergleich geht ganz klar hervor, daß tatsächlich innigste verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Macruriden und Gadiden obwalten. Den größten Teil der bestehenden Differenzen bringt erst die starke Erweiterung der Seitenorgane mit sich, und diese wiederum sind ohne Zweifel eine Folge der Einwanderung in die Tiefsee und der dort herrschenden, völlig neuen biologischen Verhältnisse.

Die Ansichten über die Einwanderung einer Litoralfauna in die Tiefsee und deren umgestaltende Kraft sind aber nicht bei allen Autoren übereinstimmend. Schon oben (p. 89) stellte ich fest, daß Supino einen artbildenden Einfluß der Tiefsee nicht anerkennt.

Brauer hingegen ist, wie ich schon (p. 96) kurz andeutete, von einer Einwanderung in die Tiefsee fest überzeugt und bringt damit die Entstehung neuer Arten in engsten Zusammenhang (1906, p. 343). Vor allem stimme ich folgendem Satz Brauers (1908, p. 257) bei: „Ohne die Annahme einer Wechselwirkung zwischen äußeren und inneren Faktoren sind die Tiefseefische nicht verständlich. Weiter muß man bedenken, daß die ganze Tiefseefauna von einer abstammt, die unter anderen Verhältnissen bereits zu größter Mannigfaltigkeit sich ausgebildet hat und daher schon in ihrer Entwicklung, bevor sie in die Tiefsee einwanderte, mehr oder weniger bestimmt war."

Auch die Resultate der vorliegenden Untersuchungen weisen mit aller Bestimmtheit auf die Richtigkeit der Brauerschen Anschauung hin. Des öfteren gibt sich der direkte Einfluß der Tiefsee aufs deutlichste zu erkennen, was einem nicht wundernehmen darf, da doch mangelnde Licht- und Ernährungsverhältnisse,

großer Druck und die damit zusammenhängende veränderte innere Beschaffenheit des Wassers der Tiefseefauna völlig neue Lebensbedingungen darbieten, deren Wirkung nicht ohne Einfluß auf die Körperform und innere Organisation der Tiefseetiere bleiben kann. So zwingen mich mehrere an M. cavernosus beobachtete Erscheinungen zu der Annahme, daß die Tiefsee zuweilen einen hemmenden Einfluß auf die Entwicklung und Wachstum der Tiere ausüben muß. An dieser Macruridenart fällt es auf, daß ein 7,5 cm großer Fisch seinen Entwicklungsprozeß noch nicht beendet hat. Dort füllt nämlich das Gehirn den ganzen Hohlraum des Schädels aus, was bei dem 17 cm großen Exemplar nicht mehr der Fall ist. Außerdem besitzt dessen Kopfskelett fast durchweg knorpelige Konsistenz. Sollte sich die von mir (p. 90) gehegte Vermutung später bestätigen, daß auch die größten erbeuteten Cavernosusexemplare die Verknöcherung des Schädels nicht bis zum gleichen Grade wie ihre Verwandten, die Gadiden und übrigen Arten der Macruriden, zur Durchführung bringen, so würde dieses Beispiel aufs deutlichste dartun, daß der Aufenthalt in der Tiefsee geradezu einen Stillstand in der Entwicklung bewirkt, welche Möglichkeit gerade von Supino aufs entschiedenste bestritten wird.

Der Einfluß des Aufenthalts in der Tiefsee macht sich auch in der Gestaltung der Ausführkanälchen des Canalis lateralis geltend, welche bei fast allen größeren Macruriden stark nach hinten gekrümmt sind. Sodann sind die Ausführkanälchen des Seitenkanals eines 30 cm langen M. laevis senkrecht nach unten gerichtet und zeigen, makroskopisch betrachtet, keine Spur von einer Krümmung (Textfig. 20). Die mikroskopische Untersuchung lehrt aber, daß nur die unterste Spitze ein wenig nach hinten gebogen ist. Bei einem 45 cm langen Exemplar dieser Art sind nun die Ausführkanälchen stark nach hinten gekrümmt. Überhaupt ist die gesamte Körperform vieler Macruriden derart, daß beim Schwimmen ein möglichst geringer Widerstand geleistet wird.

Da Macruriden schlechte Schwimmer sind, so kann große Geschwindigkeit, welche man für den ersten Augenblick als Erklärung anführen möchte, nicht in Frage kommen. Auch ist die innere Reibung des Tiefseewassers durch den enormen Überdruck nicht erhöht (s. p. 115).

Die Macruriden aber nun sind Grundfische. Die Möglichkeit liegt nahe, daß sie sich als solche großenteils in dem den Meeresgrund erfüllenden Meeresschlick, welcher dem Schwimmen großen Widerstand bereiten muß, aufhalten. Hat doch Brauer (1908

p. 252) einen ganz ähnlichen Gedanken. Seiner Meinung nach dient das sehr stark entwickelte Rostrum nicht als Wellenbrecher wie bei den Selachiern, sondern zum Aufwühlen des Bodens.

Auch andere Faktoren können noch eine Rolle spielen. So verlangt schwache Entwicklung der Muskulatur eine Anpassung der körperlichen Gestalt an das umgebende Medium. Endlich liegt der Gedanke nahe, daß infolge der meist niedrigen Temperatur der Stoffwechsel und somit jede Krafterzeugung bei den Tiefseetieren nur langsam vor sich geht. Daher muß der dem Schwimmen entgegengesetzte Widerstand auf ein Minimum beschränkt sein, um eine Kraftverschwendung nach Möglichkeit zu vermeiden. Die gesamte Gestaltung des Macruridenkörpers findet also hauptsächlich seine Erklärung im Prinzip der äußersten Sparsamkeit im Haushalt des Tiefseelebens.

Diese Gesamtbetrachtung lehrt also, daß die Macruriden eine vom Litoral in die Tiefsee eingewanderte Fischfamilie darstellen, deren gesamte Organisation infolge der neuen Lebensverhältnisse eine Umbildung erfahren hat. Entweder stellen sie nun die in die Tiefsee eingewanderten Gadiden dar oder sie haben zu ihnen vor der Einwanderung in allernächster Beziehung gestanden. Die Anschauung Regans und Boulengers (p. 151), wonach die Gadiden von den Macruriden abstammen sollen, wird hiermit hinfällig.

Wenig erfolgversprechend dürfte ein Vergleich der Macruriden mit sonstigen Anacanthinen sein, da nähere verwandtschaftliche Beziehungen ihrer Seitensinnesorgane doch nur in geringem Maße vorhanden sind. Weit größeres Interesse bietet die Frage dar, welche Fische wohl mit ähnlich weiten Seitenorganen ausgestattet sind wie die Macruriden? Schon in der Einleitung (p. 1) wurde hervorgehoben, daß die meisten Tiefseefische solche Seitenorgane besitzen, was Garman (1899) für eine große Zahl bestätigt. Man darf wohl mit Recht behaupten, daß derartig erweiterte Seitenorgane geradezu als eine direkte Folge des Aufenthalts in der Tiefsee anzusehen sind und für die dort lebenden Fische ein äußerst wichtiges und unentbehrliches Sinnesorgan im Kampf ums Dasein darstellen. Auch treten sie bei an der Oberfläche lebenden, z. B. bei Umbrina, Corvina, Lepidoleprus (s. o. p. 91) oder Acerina (Leydig, 1894, p. 123) auf. Durch neuere Untersuchungen im „Zoologischen Institut zu Leipzig“ wurden solche erweiterte Seitenorgane auch bei Cyprinodonten festgestellt.

III. Die Rumpfseitenkanäle und Nervenendorgane.

Der Rumpfseitenkanal aller von mir untersuchten Macruriden ist nach einem einheitlichen Prinzip gestaltet. Er bildet die Fortsetzung des Scapularkanals und erstreckt sich hinter dem Kopf auf der oberen Hälfte des Rumpfes nach hinten. Darauf wendet er sich ventral, gelangt an die Unterseite des Rumpfes und verläuft schließlich geradenwegs kaudalwärts. Bei allen Macruriden ist seine Lage durch Pigmentmangel gekennzeichnet, sodaß er sich von der übrigen Haut als helle Linie abhebt (Textfig. 20, 21). Seine Weite überschreitet nirgends 1 mm und steht in keinem Verhältnis zur enormen Weite der Kopfkanäle. Die Länge des Canalis lateralis variiert je nach dem Alter der einzelnen Individuen außerordentlich. Erst bei den größten Exemplaren ist er in der ganzen Länge entwickelt, wohingegen bei kleinen Tieren zuweilen kaum eine Spur von ihm zu entdecken ist. Anfangs huldigte ich der Annahme, diese langsame Entwicklung der Seitenlinie des Rumpfes auf Kosten des Aufenthaltes in der Tiefsee setzen zu müssen. Dem scheint aber nicht so, denn Cole (1897, p. 154) konstatiert dieselbe Erscheinung für Gadus. Sonach hat man in der langsamen Entwicklung des Rumpfseitenkanals der Macruriden ein altes Erbstück aus dem Litoral zu erblicken.

Die Ausführkanälchen befinden sich bei allen Macruriden mit Ausnahme von Bathygadus longifilis auf der ventralen Seite des Canalis lateralis und eine Durchbohrung der Schuppe, wie sie z. B. bei Amia calva (Allis, 1889, Taf. XL) und vielen anderen Fischen vorkommt, findet nirgends statt. Auch bei Gadus (Cole, Taf. XXI) verlassen papillenförmige Ausfuhrkanälchen den Seitenkanal durchweg in ventraler Richtung. Leydig (1894, p. 115) widmet diesen Gebilden eine ausführliche Beschreibung. Ihre Anordnung bei den einzelnen Arten der Macruriden ist recht wechselnd. Meist kommt auf jede zweite Schuppe ein Ausführporus, z. B. bei M. flabellispinis, M. fasciatus, M. parallelus, M. macrolophus und wahrscheinlich auch bei M. Petersoni. Bei M. laevis und M. semiquincunciatus hingegen befindet sich eine wechselnde Schuppenzahl zwischen den einzelnen Ausführkanälchen, und bei Bathygadus longifilis sind sie sogar sowohl dorsal wie ventral angeordnet. Bei M. flabellispinis wurde der direkte Beweis erbracht, daß eine Metamerie des Canalis lateralis besteht, insofern nämlich auf ein Segment zwei Schuppen und ein Sinneshügel

mit einem Ausfuhrporus zu liegen kommen. Für M. laevis, M. semiquincunciatus und B. longifilis kommt eine Metamerie der Seitenlinie nicht in Frage. Das Fehlen einer solchen bei Knochenfischen ist aber allem Anschein nach nicht allzuhäufig, denn Merkel (1880, p. 31), Solger (1880, p. 389) und Bodenstein (1882, p. 7) huldigen der Anschauung, daß eine metamere Beschaffenheit des Rumpfseitenkanals geradezu charakteristisch für die Seitenorgane bezeichnet werden muß. Aus der Darlegung Solgers (p. 72) geht außerdem hervor, daß eine doppelt gefiederte Rumpfseitenlinie, wie sie bei Bathygadus longifilis besteht, eine äußerst seltene Erscheinung darstellt.

Nervenendorgane. Allgemein unterscheidet man freie Seitensinnesorgane und Seitenorgane in Kanälen. Jene kommen nach Maurer (1895, p. 75) in zweierlei Gestalt vor, einmal als Endknospen, sodann als Endhügel. Für die Macruriden kommt aber nur die erstere Art in Betracht, welche nach Merkel (1880, p. 69) Sinnesknospen heißen sollen.

Als Bezeichnung für die Seitenorgane in Kanälen sei der Leydigsche Ausdruck „Sinneshügel" verwandt, welcher sonach identisch mit den „Endplatten" Maurers (1895, p. 77) und den „Nervenleisten" Merkels ist. Es sei bemerkt, daß dieser Autor (1880, p. 58) Sinnesknospen und Sinneshügel aufs strengste geschieden wissen möchte, während Leydig (1894, p. 106) einer derartigen Sonderung keine Bedeutung beimißt.

Sinnesknospen sind sicherlich bei allen von mir untersuchten Arten zugegen, oft waren aber nur Cutispapillen auf den angefertigten Schnitten zu beobachten, in deren Innerem der Verlauf eines relativ kräftigen Nerven konstatiert wurde. Die dazugehörigen Sinnesorgane waren wahrscheinlich noch nicht entwickelt, oder, was ebenfalls leicht möglich ist, schon längst zerstört. Bodenstein (1882, p. 22) macht eine ganz ähnliche Beobachtung an Cottus gobio, daß nämlich das Vorhandensein von Sinnesknospen stets an die Entwicklung einer Hautpapille geknüpft ist, umgekehrt aber die Bildung von Hautpapillen nicht das Vorhandensein einer Endknospe voraussetzt. Vor allen Dingen konstatiert dieser Autor das Fehlen vieler Nervenendorgane in der Kopfregion.

Solche Cutispapillen sind bei den Macruriden über die gesamte Körperoberfläche verstreut. Außerordentlich deutlich sind sie bei M. parallelus wahrzunehmen und Günther (s. o. p. 18) hat sie dort fälschlicherweise als Ausfuhrkanälchen der Kopfkanäle

beschrieben. In der Kopfregion stehen sie außerordentlich dicht und sind zuweilen in Reihen angeordnet, welche durch eine silberglänzende Linie, deren sonstige Bedeutung sich in keiner Weise erkennen ließ, markiert sind. Diese Hautpapillen zeichnen sich den Rumpfseitenkanal entlang durch äußerst regelmäßige Stellung aus. So befinden sich bei M. flabellispinis auf jeder Schuppe ohne Ausfuhrkanälchen drei dieser Gebilde, deren eines stets ventral und zwei dorsal vom Canalis lateralis gelagert sind. Schließlich hat es auch den Anschein, als ob diese drei Papillen die drei Richtungen des Raumes einnähmen (Textfig. 3).

Bei M. flabellispinis fand ich endlich noch eine Art Cirren oder Filamente vor, ebenfalls Cutisgebilde, welche sich auf der ganzen Epidermis des Fisches vorfinden und auch des öfteren auf der Oberfläche der eben geschilderten Papillen sitzen. Da das Material mangelhaft erhalten war, so konnte ich leider nicht feststellen, ob innerhalb dieser Fäden Nervenelemente vorhanden sind.

IV. Histologischer Abschnitt.

Freie Seitenorgane. Wirklich schöne und wohlerhaltene Sinnesknospen erblickte ich bei der histologischen Untersuchung des Rumpfseitenkanals von M. fasciatus (Textfig. 12 und 13). Dort erstrecken sie sich über die Kuppe der Cutispapille. Ähnlich wie bei Merkel (l. c. p. 69) bestehen die Sinnesknospen von M. fasciatus aus langen, schmalen Sinneszellen (*bz*) und noch längeren zylindrischen Stützzellen (*st*), welch letztere mit ihrem unteren Ende der die Sinnesknospe gegen die Papille abgrenzenden Basalmembran (*bm*) aufliegen und sich bis zur Membrana limitans (*ml*) erstrecken. Alle Zellelemente der Sinnesknospe besitzen einen lebhaft färbbaren Kern und neigen nach oben zu kegelförmig zusammen. Die Sinneszellen tragen an ihrem obersten Abschnitt ein Härchen, welches die Membrana limitans durchbohrt. Diese Sinneshärchen ragen büschelartig in das umgebende Medium und durchsetzen eine hyaline Substanz (Textfig. 13 *clt*), welche ohne Zweifel einer Cupula terminalis der in Kanälen liegenden Sinneshügel (s. u.) homolog ist. Leydig (1894, p. 110) konstatiert die gleiche Erscheinung: „Auch von diesen Cupularbildungen finden sich an freien Sinnesknospen mehr oder weniger Spuren in Form homogener Grenzsäume.“ Die Sinnesknospe samt Papille wird von der Epidermis überlagert und nur der oberste Abschnitt der ersteren mit den Sinneshärchen ragt unbedeckt hervor. Die Nerven-

elemente verlaufen in Gestalt eines relativ kräftigen Stämmchens innerhalb der Cutispapille, durchsetzen die Basalmembran und gelangen so endlich in die Sinneszellen der Sinnesknospe.

Seitenorgane in Kanälen. Bei den Macruriden muß man eine Scheidung der Sinneshügel der Kopfkanäle von denen des Canalis lateralis vornehmen. Wenn auch beide im Prinzip völlig einheitlich gestaltet sind, so weichen sie doch in vielen Punkten voneinander ab.

Die Kopfsinneshügel zeichnen sich durch relativ ansehnliche Größe aus, sodaß sie mit bloßem Auge deutlich wahrnehmbar sind. Der größte bei einem 46 cm langen M. flabellispinis gemessene Sinneshügel besitzt eine Länge von nicht weniger als 7 mm. Alle sind sie mit einem hohen Bindegewebspolster ausgestattet, auf dem das eigentliche Nervenendorgan, welchem ich den Namen Sinneszellenpolster beilegte, ruht. Sie sind von länglicher Form und liegen mit ihrer Längsachse quer zur Verlaufsrichtung der Seitenkanäle. Das Sinneszellenpolster der Kopfsinneshügel ist seltsamerweise bei den Macruriden nicht einheitlich gestaltet sondern erscheint in zweierlei Form. Bei den Vertretern des Subgenus Coelorhynchus, bei M. macrolophus, M. investigatoris, M. semiquincunciatus, M. cavernosus und Bathygadus longifilis ist es kreisförmig, bei M. Petersoni und M. laevis hingegen oval (Textfig. 2, 15), was auf Schnitten parallel zur Längsachse des Sinneshügels deutlich zum Ausdruck kommt (Textfig. 28). Bei schwacher Vergrößerung erscheint es als ein langes, schmales Band, welches durch die Basalmembran vom Bindegewebspolster getrennt ist. Das Sinneszellenpolster (Textfig. 11, 24, 29) setzt sich zusammen aus birnförmigen Sinneszellen (*bz*) und dünnen, zylindrischen Stützzellen, welche beide mit relativ großen, kräftig gefärbten Kernen ausgestattet sind. Eine spezifische Charaktereigenschaft der Sinneshügel der Kopfkanäle besteht nun darin, daß ihre Sinneszellen dicht gedrängt liegen, sodaß für die sich zwischen sie hindurchzwängenden Stützzellen kaum noch Platz vorhanden zu sein scheint. Über das gesamte Sinneszellenpolster hinweg zieht sich die Membrana limitans, welche hier ebenfalls von den Sinneshärchen der Birnzellen durchbohrt wird. Über dem Sinneshügel findet sich oft eine hyaline Substanz, welche als Cupula terminalis angesprochen werden muß. Eine solche Bildung, welche ich schon bei der Schilderung der Sinnesknospen zu konstatieren hatte, beschreiben Bodenstein (1882, p. 20), Solger (1880, p. 389) und Leydig (1894, p. 109).

Von ihnen allen wird es als gallertiges Abscheidungsprodukt der indifferenten Zylinderzellen aufgefaßt, außerdem hält man es für identisch mit der zuerst von F. E. Schulze (1870, p. 67) geschilderten hyalinen Röhre, welche die Sinneshärchen der Sinneszellen schützend umgibt. Die Innervation der Sinneshügel geschieht durch ein zartes Nervenstämmchen, welches dem N. facialis oder R. lateralis nervi vagi entstammt und sich im Innern des Bindegewebspolsters verästelt (s. o. p. 64, Fig. 35). Feinste Nervenfasern treten durch die Basalmembran in das Sinneszellenpolster und passieren die unter den Birnzellen gelegenen Ganglienzellen (*gnl*). Auf gleiche Weise wie sie gelangen auch zarte Kapillaren in das Sinneszellenpolster, in welchem zahlreiche Blutgefäße enthalten sind.

Die Sinneshügel des C. lateralis zeigen einen ähnlichen histologischen Aufbau wie die eben geschilderten. An ihnen fällt der Mangel eines Bindegewebspolsters auf (Textfig. 10 u. 11). Unter der Basalmembran liegt nur eine dünne Gewebeschicht, welche zahlreiche Ganglienzellen enthält. Diese liegen also im Gegensatz zu den Sinneshügeln des Kopfes außerhalb des Sinneszellenpolsters. Eine weitere Differenz äußert sich darin, daß die Sinneszellen der Sinneshügel des Rumpfkanals an manchen Stellen spärlich zwischen die Stützzellen eingestreut sind. Es macht den Eindruck, als ob das Sinneszellenpolster aus mehreren Körbchen zusammengesetzt sei, deren Wände aus Stützzellen und deren Inhalt aus Sinneszellen bestehe, aus Gebilden also, welche der Form nach an die oben geschilderten Sinnesknospen erinnern könnten. Endlich sei noch erwähnt, daß die Sinneshügel des C. lateralis mit ihrer Hauptachse ebenfalls quer zu seiner Verlaufsrichtung liegen, was zuweilen schwerer zu erkennen ist, da ihre Längs- und Querachse hie und da nur wenig an Ausdehnung differiert.

Der Rumpfseitenkanal. Was endlich die histologische Beschaffenheit des Canalis lateralis anlangt, so besteht der eigentliche Seitenkanal, in welchem die Nervenendorgane enthalten sind, aus einem epithelialen Rohr, welches zum Schutz von einer festen Hülse umscheidet wird. Diese wiederum besteht aus wechselndem Material, und zwar über der Schuppe aus osteoider Substanz, zwischen den Schuppen hingegen, wo eine gewisse Elastizität erforderlich ist, aus „bindegewebigem Knorpel" (Bodenstein, l. c. p. 18, Leydig, 1894, p. 117). Die innere Weite des Canalis late-

ralis wechselt außerordentlich, da infolge der verschiedenen Stärke der Kanalwand sein Lumen mehr oder weniger verengert wird. Alle Seitenkanäle sind von einer schleimigen Flüssigkeit erfüllt. „Die Quelle des Schleims", schreibt MERKEL (1880, p. 24), „zeigt sich in mehr oder weniger zahlreichen Becherzellen, welche in der Wand des Kanals zerstreut liegen (Taf. IV, Fig. 5)". Derartige Schleimzellen waren bei den Macruriden meist nicht mehr erhalten. Nur auf der Epidermis und dem epithelialen Rohr von M. fasciatus wurden sie von mir noch wohlerhalten vorgefunden.

Die Ausführkanälchen bestehen aus bindegewebigem Knorpel und stets erfolgt ihre Abzweigung vom C. lateralis da, wo dieser aus derselben Knorpelsubstanz gebildet wird. Das häutige Rohr, welches den Seitenkanal auskleidet, entsendet seine Zweige auch in die Ausführkanälchen, ohne sich jedoch wie bei Cottus gobio (BODENSTEIN, 1882, p. 13) bis an ihre Mündung zu erstrecken.

Endlich findet sich bei M. flabellispinis, M. fasciatus und M. laevis ein äußerst feines Kanälchen, welches ich Canalis parallelus nannte (Textfig. 5 *cp*). Es verläuft parallel zum C. lateralis auf der Mitte seiner Basalwand und erstreckt sich im bindegewebigen Knorpel des Seitenkanals. Nach beiden Richtungen hin endigt es blind und in der Mitte, wo es seine größte Weite besitzt, besteht eine Kommunikation mit dem Rumpfseitenkanal. Der Inhalt dieser Kanälchen ist von faseriger Beschaffenheit. Über ihre Funktion läßt sich nur sagen, daß sie vielleicht mit der Schleimsekretion des Rumpfseitenkanals in Zusammenhang stehen.

C. Physiologischer Abschnitt.

Soll die physiologische Bedeutung der Seitenorgane der Macruriden ergründet werden, so muß ich zunächst die Funktion der Seitenorgane gewöhnlicher Fische kennen lernen. Hierzu seien die Hoferschen Untersuchungen (1906) herangezogen, welche die definitive Lösung der Frage nach der Bedeutung der Seitenorgane erbracht haben. Hofer (p. 164) kommt auf Grund äußerst exakter und systematisch durchgeführter Experimente zu folgendem Resultat: Der adäquate Reiz auf die Seitenorgane der Fische wird durch schwache Wasserströme gegen den Fischkörper ausgelöst. Jene sind keine Tastorgane, feste Körper werden aber bei der Annäherung der Fische vermittels reflektierter Ströme „von ferne gefühlt". Die Seitenorgane endlich werden nicht durch Erschütterungen des Wassers, sondern durch konstante Druckreize, welche eine bestimmte Richtung einhalten, erregt.

An die Hoferschen Ergebnisse sei eine kurze Diskussion angeschlossen. Dieser Autor hat zweifellos den Beweis erbracht, daß die Seitenorgane vor allem dem Zwecke dienen, den Fisch über seine Umgebung zu orientieren. Eine Erregung der Seitensinnesorgane geht nun sicherlich in der Weise vor sich, daß der schwimmende Fisch eine Wassersäule vor sich herschiebt, welche beim Auftreffen auf einen festen Körper eine Druckwirkung ausübt. Ganz ähnlich äußern sich Lanchester-Runge (1909, p. 13) in ihrem Werke über Aerodynamik: „Wenn ein Körper sich in einer Flüssigkeit bewegt, so macht sich sein Einfluß an einer gegebenen Stelle erheblich früher bemerkbar, als er selbst sie erreicht." Zunächst wird beim Auftreffen der bewegten Wassersäule auf den Fremdkörper eine Reizwirkung eintreten, welche sicher die Aufmerksamkeit eines Fisches in ganz besonderem Maße erregt. Sodann erfolgt die Einwirkung der konstanten Strömung, welche solange andauert, wie der betreffende Fisch auf den angetroffenen Gegenstand zuhält, und welche jenem Eindrücke liefern, die bis zu einem gewissen Grade über dessen Beschaffenheit Aufklärung gewähren. Natürlich werden auch von einem ruhig liegenden Fisch bewegte Gegenstände und sich nähernde Tiere wahrgenommen.

Die Macruriden und übrigen Tiefseefische besitzen zumeist enorm weite Seitenorgane. In der einschlägigen Literatur sind nun die Meinungen über deren physiologische Bedeutung sehr geteilt. Günther (1887, p. 26) huldigt der Anschauung, daß sie

ihre alte Funktion beibehalten, sich aber außerdem die Fähigkeit des Leuchtens zugesellt hat. Er berichtet als einziger die Tatsache: „We may be justified in assuming that one of those additional functions is to surround the fish with luminosity, the more so as the mucus has been actually observed to have phosphorent properties in newly caught specimens." Auch ALCOCK (1899, p. 95) kommt infolge der verwandten Lage der Seitenorgane des Canalis lateralis von Lamprogrammus niger und der Leuchtorgane des Rumpfes von Halosaurus zur Schlußfolgerung, daß erstere ebenfalls Leuchtorgane sein müssen: „These grooves are filled with an opaque white substance, which probably has a luminous function." Einander verwandt sind die Anschauungen GARMANS (1899, p. 175) und VON LENDENFELDS (1905, p. 206). Jener behauptet nämlich, daß die Seitenorgane der Tiefseefische ihre frühere Funktion besitzen, außerdem aber Leuchtorgane, elektrische Organe und schließlich auch Gefühls- oder Geschmacksorgane (to taste?) darstellen sollen. Der letztere hingegen hat die Funktion des Leuchtens über Bord geworfen. Er schreibt: „It is remarkable" „that Chun who took every deep sea fish caught immediately to the photographic dark chamber, so often failed to observe any light emitted from these organs." Da also durch die Beobachtungen der „Deutschen Tiefsee-Expedition Valdivia 1898/99" (CHUN 1903) der positive Beweis erbracht wurde, daß die Seitenorgane der Tiefseefische nicht leuchten, so kommt VON LENDENFELD zu der Schlußfolgerung, daß jene dann mindestens zur Produktion von ultraroten oder elektrischen Strahlen bestimmt sein müssen. Schließlich sei auch die BRAUERsche Anschauung (1908, p. 255) über die vorliegende Frage angeführt: „Die Seitenorgane sind bei pelagischen (Fischen) in der Regel gut entwickelt, was verständlich ist, da in dem ruhigen Wasser der Tiefsee noch viel eher leichte Bewegungen des Wassers, die durch schwimmende Tiere veranlaßt werden, empfunden werden können und ihre Empfindung von noch größerem Vorteil ist, als in den belichteten Oberflächenschichten."

Der Gedanke, die Seitenorgane der Tiefseefische seien Leuchtorgane, hat also bis in die neueste Zeit eine bedeutende Rolle gespielt. Er ist aber vollkommen überlebt und ohne jede Berechtigung. Ein Leuchten des Inhalts der Schleimkanäle, wie es auf der Challenger-Expedition beobachtet wurde, rührte vielleicht von Leuchtbakterien her. Daß der Schleimsubstanz aktives Leuchtvermögen zukommt, ist von vornherein so gut wie ausgeschlossen, da die Haut der Macruriden meist sehr dick und durch Pigmen-

tation durchaus dunkel gefärbt ist. Diejenige von Lamprogrammus niger, sei noch bemerkt, ist geradezu pechschwarz, so daß sie für Lichtstrahlen vollkommen undurchdringlich erscheint.

Garman (1899, p. 16) zählt eine ganze Anzahl blinder Tiefseefische auf, z. B. Aphyonus gelatinosus Günth., Barathronus bicolar G. u. B., Sciadomus pedicellaris Garm., Leucicorus lusciosus Garm. Als Kompensation für den Verlust der Augen ist bei ihnen allen eine enorme Entwicklung der Seitenorgane eingetreten, was doch wohl aufs klarste beweisen dürfte, daß diese weder zur Produktion von Licht noch von ultravioletten oder gar von ultraroten Strahlen bestimmt sein können.

Zwei Momente dieser Untersuchungen sprechen dafür, daß die Organe in den Kopfkanälen der Macruriden regelrechte Seitensinnesorgane darstellen. Bei Bathygadus longifilis finde ich sie nicht in dem Maße erweitert, wie bei den übrigen Macruriden. Einerseits könnte dies wohl eine Folge einer erst später begonnenen Einwanderung in die Tiefsee (s. o. p. 96) sein. Andererseits ist aber Bathygadus im Besitze langer Flossenstrahlen. Sollten diese Gebilde, welche sicherlich als Tastorgane fungieren (Brauer 1908, p. 255), eine Art Ersatz für weite Seitenorgane darstellen, so ginge daraus hervor, daß die Funktion der letzteren mit derjenigen der Seitenorgane gewöhnlicher Fische übereinstimmt. Ferner hat auch die histologische Untersuchung der Sinneshügel des Kopfes einen Hinweis darauf geliefert, daß sie sicherlich in ihrer Funktion mit den Sinneshügeln gewöhnlicher Fische identisch sind. Ich werde somit zu der Annahme hingedrängt, daß die Brauersche Anschauung die richtige ist. Die Kopforgane der Kanäle der Macruriden stellen weder Leucht- oder sonstige Strahlorgane dar, sondern sind ihrer Funktion nach feine Wasserdrucke wahrnehmende Seitenorgane.

Worin besteht nun die Verfeinerung und größere Leistungsfähigkeit der weiten Seitensinnesorgane der Tiefseefische? Schon nach außen hin ist doch wohl in der Erweiterung der Seitenkanäle sowie in der Vergrößerung der Sinneshügel eine Vermehrung der perzipierenden Elemente zum Ausdruck gebracht. Fernerhin pflanzt sich ein auf einen Kanalabschnitt ausgeübter Druck mit größerer Leichtigkeit durch ein weites Seitenkanalsystem als durch enge Seitenkanäle fort, da in letzteren physikalische Erscheinungen, wie die Kohäsion, vor allem aber die Adhäsion, stärker zur Geltung kommen und die Wirksamkeit einer Dämpfung erhöhen. Daraus ergibt sich für weite Seitenkanäle der Vorteil, daß eine Druckwelle

durch das gesamte Kanalsystem leicht und kräftig hindurchgleitet und alle Sinneshügel berührt.

Auch die oben (p. 97) geschilderten Membranen sind an dieser Stelle besonders hervorzuheben. Nach GARMANS oder VON LENDENFELDS Meinung würden sie vielleicht die Funktion eines Wellenempfängers ausüben. Meiner Anschauung nach kommen sie als Resonanzboden nicht in Frage. Sie haben vielmehr den Zweck, einen auf das Seitenkanalsystem ausgeübten Druck zu verstärken. Denn sicherlich übt eine sich durch die Seitenkanäle hindurch fortpflanzende Druckwelle, welche mehrfach reflektiert wird, einen stärkeren Reiz auf die Sinneshügel aus, als eine glatt das Kanalsystem hindurchgleitende.

Bisher habe ich einen wichtigen Faktor ganz außer acht gelassen, nämlich die innere Reibung des Tiefseewassers. Wächst diese mit zunehmendem Druck, so wird die Wirksamkeit der Adhäsion und Kohäsion ohne Zweifel verstärkt und die Schwingungsamplitude vermindert, sodaß die Fortpflanzung eines Druckes und der Reiz auf die perzipierenden Elemente mit geringerer Energie erfolgt. Eine allzuhohe innere Reibung würde demnach die Wirksamkeit der Seitensinnesorgane bedeutend abschwächen und die bei den Tiefseefischen auftretenden Komplikationen besäßen dann nur ausgleichenden Wert gegenüber den erschwerten Lebensverhältnissen.

Dies ist aber keineswegs der Fall, denn die Zunahme der inneren Reibung des Wassers bei verändertem Druck ist nach den Untersuchungen HAUSERS (1901, p. 597) äußerst gering und steht in keinem Verhältnis zu ihrer Änderung beim Wechsel der Temperatur. Daher kann ich diesen Faktor völlig unberücksichtigt lassen und komme zu der Schlußfolgerung, daß die Seitenorgane der Tiefseefische eine bedeutend höhere Leistungsfähigkeit und größere Empfindlichkeit besitzen, als die der gewöhnlichen Fische; denn einmal sind die Dimensionen der Seitenkanäle und die Zahl der perzipierenden Einheiten zuweilen von geradezu außerordentlicher Größe, sodann sind die Seitenorgane vielfach das einzige Orientierungsorgan, welches bei den schwierigen biologischen Verhältnissen der Tiefsee seine volle Wirksamkeit entfaltet.

Gehe ich in meinen Spekulationen noch einen Schritt weiter, so ist es vielleicht nicht ausgeschlossen, daß die erweiterten Seitenorgane einen nahezu gleichwertigen Ersatz für den Gesichtssinn darstellen und die Tiefseefische direkt über die Gestalt der sie umgebenden Körper orientieren. Bei LANCHESTER-RUNGE (1909,

p. 13) lese ich: „Die Flüssigkeitsteilchen beginnen sich nach der herannahenden Veränderung zu richten, gerade als ob der Körper sie durch eine äußere Wirkung beeinflußte, und wenn der Körper selbst an der betreffenden Stelle anlangt, ist die Bewegung der Flüssigkeit bereits seiner Oberfläche angepaßt." Die Seitenkanäle des Kopfes der Macruriden sind nun nicht in geschlossene Knochenröhren eingebettet, insofern die nach außen gelegene Wand häutiger Natur ist. Daher ist es vielleicht auch möglich, daß tatsächlich die Ausführkanälchen fehlen und die Druckreize nicht bloß durch sie, sondern an jeder belebigen Stelle der häutigen Kanalwand zu den Sinneshügeln gelangen. Der Gesamteindruck muß sich bei den Macruriden also vollkommener als bei den meisten Oberflächenfischen gestalten. Schwimmt ein Tiefseefisch an einem Fremdkörper vorüber, so werden nacheinander alle Sinneshügel mehr oder weniger stark von Druckreizen berührt, und am stärksten diejenigen, auf welche die bewegte Wassersäule senkrecht auftrifft. Aus der Stärke der in großer Zahl erfolgenden Druckreize erkennt ein Fisch die Geschwindigkeit und Richtung eines in der Nähe schwimmenden Lebewesens. Die Sinneseindrücke der Macruriden durch die Seitensinnesorgane sind also äußerst vollkommen, sodaß letztere einen vollwertigen Ersatz liefern für die in der Tiefsee nur in beschränktem Maße verwendbaren Augen.

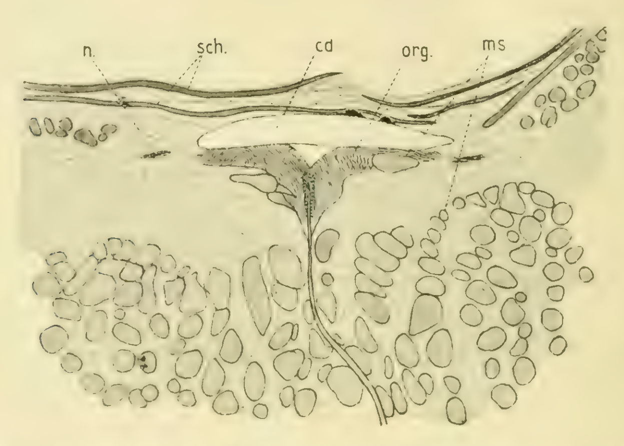
D. Anhang.

I. Das Occipitalorgan der Macruriden.

Bei der Durchmusterung der Schnitte von M. cavernosus entdeckte ich vor der ersten Rückenflosse unter der Epidermis gelegen das Lumen eines Kanals, auf dessen Basalwand ein Gebilde aufsitzt, dem ich den Namen Occipitalorgan (Fig. 25 *Oc*) beilege. Der Kanal besitzt an dieser Stelle eine Weite von 0,5 mm und eine Höhe von 0,04 mm. Er liegt im subkutanen Bindegewebe und ist durch den gänzlichen Mangel eines spezifischen Wandepithels charakterisiert. Er erstreckt sich von dem erwähnten Organgebilde als unparer Kanal 1,45 mm nach vorn, um sich danach stark zu verschmälern und plötzlich wieder auf 0,45 mm Breite und 0,13 mm Höhe zu erweitern.

Dieser Hauptkanal, welcher den Namen Canalis dorsalis (Fig. 25 *Cd*) führen soll, gelangt in nächste Nähe des Supraorbitalkanals, steht aber mit diesem nicht in Verbindung, sondern ist nach vorn zu blind geschlossen. Dicht vor seinem vorderen Ende zweigen Seitenäste ab, welche sich unter der Epidermis ventrad erstrecken und bis an das membranöse Rohr des Scapularkanals verfolgt werden können. Ob aber eine Kommunikation zwischen ihnen besteht, konnte nicht sicher festgestellt werden. Vom Occipitalorgan aus verläuft der Kanal auch rückwärts und seine Basalwand wird von Muskelmassen gebildet, welche im Organgewebe enden und sich von dort horizontal nach hinten erstrecken. Sie stehen mit der Muskulatur der ersten Rückenflosse in engem Konnex. Der Kanal endigt schließlich dicht vor letzterer und sein Lumen nimmt nach hinten mehr und mehr zu. Es ist schließlich 0,6 mm breit und 0,4 mm hoch. Bei Bathygadus, M. fasciatus und M. laevis wurde gleichfalls eine histologische Untersuchung des Occipitalorgans vorgenommen (Fig. 37, 38). Leider waren die Schnittserien, welche mit Eosin und Hämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt wurden, sehr lückenhaft, sodaß eine Verfolgung des Verlaufs der Kanäle von geringem Erfolg begleitet war. Es konnte aber jedenfalls konstatiert werden, daß bei M. laevis ein einheitlicher Hauptkanal vorhanden ist, sich aber außerdem seitliche Nebenkanäle zeigen. Bei Bathygadus senkte sich der Hauptkanal plötzlich hinab in die Tiefe der Muskulatur.

Das Occipitalorgan findet sich außer bei M. cavernosus auch bei allen anderen daraufhin untersuchten Macruriden. Bei M. laevis, M. Petersoni und M. flabellispinis ist es deutlich mit bloßem Auge wahrzunehmen. Bei der letzteren Art hebt es sich kaum von der übrigen Muskulatur ab. sodaß nur der Eingeweihte ein modifiziertes Gewebe erkennt. Am schönsten und markantesten tritt das Occipitalorgan hingegen bei M. laevis heraus, wo sein vorderster und hinterster Abschnitt opalisierenden Glanz besitzen. Die mittlere Region wird von gewöhnlicher Muskelsubstanz umgeben, welche sich in mehreren Schichten dachziegelartig aneinandergelagert.



Textfig. 36. M. cavernosus. Occipitalorgan. Vergr. 90fach. *sch* Schuppe; *cd* Dorsalkanal; *org* Organgewebe; *ms* Muskelbündel; *n* Nerv.

Bei M. cavernosus stellt das Organ ein flaches tellerförmiges Gebilde von 0,5 mm Länge, 0,3 mm Breite und 0,15 mm Höhe dar. Es wird von der dem Supraoccipitale aufsitzenden Knochenlamelle in zwei Hälften zerlegt. Kaudal legen die Muskelbündel an das Organgewebe an, und wahrscheinlich stellt es modifiziertes Muskelscheidengewebe dar. Was seine histologische Beschaffenheit anlangt, so setzt es sich aus zahlreichen Bindegewebsschichten zusammen, welche dicht aneinander liegen und mehr oder weniger stark gewellt sind. Weitere Einzelheiten waren leider nicht zu erkennen. Zum näheren Verständnis verweise ich auf Textfig. 36.

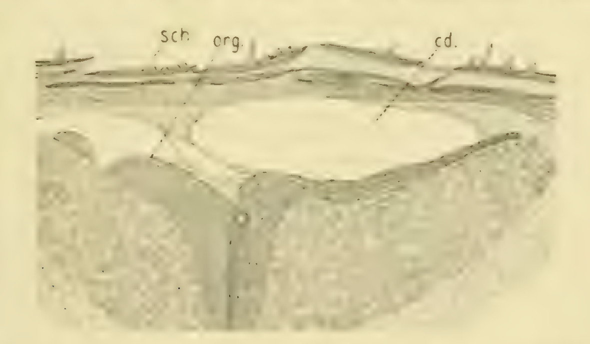
Die Innervation des Occipitalorgans erfolgt von seiten des R. dorsalis des ersten Occipitalspinalnerven *b* (R. dorsalis occipitalis, Taf. 2 rd_1), welcher von beiden Seiten an das Organgewebe herantritt (s. p. 80).

Die Histologie des Occipitalorgans der anderen Macruriden bietet einige Differenzen dar. Da es von größeren Exemplaren stammt, so ist seine Entwicklung schon weiter vorgeschritten. Das Organgewebe macht einen zarteren Eindruck und erscheint weiter differenziert (Textfig. 37, 38). Es besitzt keine blätterige Struktur,



Textfig. 37. M. laevis. Occipitalorgan. Vergr. 40fach. *alvg* Alveoläres Gerüst; *nk* Nebenkanal; *cd* Canalis dorsalis.

sondern macht beinahe den Eindruck eines äußerst zarten Bindegewebes. Das Organgewebe der großen Macruriden erscheint auf den Schnitten oft gefaltet. Außerdem kommt eine vollkommen



Textfig. 38. M. laevis. Occipitalorgan. Vergr. 40fach. *org* Organgewebe; *cd* Canalis dorsalis.

neue Erscheinung hinzu, ein alveoläres Gerüste, welches aus Knochen oder straffem Bindegewebe besteht (Textfig. 38).

Es ist nicht leicht, eine Erklärung für die funktionelle Bedeutung dieses eigentümlichen Organgebildes zu finden. Mein erster Gedanke war, ob ich es vielleicht mit einem „Parietalorgan"

zu tun hätte, wie es bei Argyropelecus und Cyclothone auch vorhanden ist? Dagegen spricht jedoch seine Lage, Beschaffenheit und Art der Innervation. In der einschlägigen Literatur finde ich nirgends ein dem Occipitalorgan ähnliches Gebilde erwähnt. Nur Handrick (1901, p. 43) schildert bei Argyropelecus eine ihm völlig gleichgelagerte „Rückenkantenrinne", welche aus drei nebeneinander verlaufenden Rinnen, von denen nur die mittlere Nervenendhügel beherbergt, besteht. Handrick schreibt weiter: „Ich bin geneigt, diese Rückenkantenrinne als ein Analogon der dorsalen Seitenlinie aufzufassen, wie sie Julia Platt auf einem Schema der Hautsinnesorgane der Larve von Menobranchus lateralis aufzeichnet (Gegenbauer 1898, p. 867, Fig. 531), und zwar deshalb, weil beide dem Innervationsgebiet des Lateralis angehören." Obwohl der Rückenkantenast bei Argyropelecus nur Rinnenform besitzt, so dürfte er dennoch dem Canalis dorsalis der Macruriden als homolog zu erachten sein. Dabei muß ich allerdings im Gegensatz zu Handrick den mittleren unpaaren Zweig als den Hauptast betrachten. Eigentümlich ist es aber, daß beide Gebilde ganz verschiedenen Zwecken zu dienen scheinen. Sie gehören völlig verschiedenen Innervationsgebieten an. Bei Argyropelecus hat man es mit Zweigen des N. lateralis, bei Macrurus dagegen mit dem ersten Occipitospinalnerven *b* zu tun. Trotz der zahlreichen Untersuchungen über Macruriden scheint das Occipitalorgan sonderbarerweise doch noch niemand aufgefallen zu sein. Auch in der gesamten übrigen mir bekannten Literatur finden sich keine Andeutungen über ein derartiges Gebilde. Trotzdem ist es aber vielleicht doch nicht ausgeschlossen, daß auch bei anderen Fischgruppen noch Spuren eines solchen aufgefunden werden.

Was die eigentliche Funktion des Organs selbst anlangt, so wurde ich durch einige Abbildungen Steuers (1910) von Leuchtorganen bei Euphausiden (sind Kopien von Chun) veranlagt, auch in Erwägung zu ziehen, ob ich nicht ein Leuchtorgan in dem neuen Gebilde vor mir hätte. Vor allem glaubte ich in dem Organgewebe von M. cavernosus eine Verwandtschaft zu dem sogenannten „Flittergewebe" der Leuchtorgane zu entdecken. Jedoch läßt sich dieser Gedanke nicht aufrecht erhalten. Vor allen Dingen vermisse ich jedwede Einrichtung, wie Linse, Reflektor, Apparate, welche doch ein Leuchtorgan meist charakterisieren.

Eventuell ist es nicht ausgeschlossen, daß die Funktion des Occipitalorgans mit den weiten Seitenorganen der Macruriden in engstem Zusammenhang steht. Allerdings ist es mir nicht geglückt,

eine Kommunikation zwischen beiden zu konstatieren. Sollte eine solche sich nachweisen lassen, so dürften vermutlich auch die übrigen Tiefseefische mit weiten Seitenorganen dieses eigentümliche Organgebilde aufzuweisen haben.

II. Der Saugnapf von M. cavernosus.

Bei der Untersuchung von M. cavernosus beobachtete ich ein sonderbares Gebilde dicht vor der Bauchflosse, welches ich einer kurzen Notiz Brauers (1906, p. 269) zufolge näher ins Auge faßte. Dieser schreibt: „Der Beschreibung Alcocks habe ich nur hinzuzufügen, daß der eigentümliche, runde, schwarze Fleck vor den Bauchflossen, der schuppenlos ist, und wie ein Saugnapf erscheint, nicht nur bei einigen, sondern bei allen Individuen vorkommt.“ Auch ich konstatiere den von Brauer beobachteten schwarzen Fleck, und dieser Autor dürfte mit seiner gehegten Vermutung nicht ganz unrecht haben. Von vornherein sei allerdings betont, daß ein Saugnapf mit aller Sicherheit nicht erkannt wird. Ich finde eine Art Saugplatte vor, welche nach hinten zu schmäler wird und dann völlig unvermittelt absetzt. Sie besteht aus zwei nebeneinander liegenden Knorpelbögen und einem sich durch diese hindurcherstreckenden Muskel, welchen ich eventuell als Saugmuskel ansprechen könnte. Durch seine Kontraktion würde zwischen den beiden Knorpelbögen ein luftverdünnter Raum erzeugt.

Dieser Saugmuskel wird, wie schon oben (p. 70) konstatiert wurde, vom R. recurrens nervi facialis (*rec*) innerviert. Die beiden erwähnten Knorpelbögen reichen bis ans Ende der Saugplatte und stoßen dort teilweise aneinander. Nach vorn zu werden sie sehr mächtig und erstrecken sich bis zum Os quadratum, an welchem sie befestigt sind.

III. Ein in den Seitenkanälen und in der Muskulatur von M. fasciatus aufgefundener Wurmparasit.

Bei M. fasciatus fanden sich in dem unter der Membrana transversa 1 befindlichen Bindegewebspolster weiße, stecknadelkopfgroße Körperchen, welche sich unter dem Mikroskop als Distomen entpuppten. Ganz deutlich konnten zwei Saugnäpfe wahrgenommen werden.

Bei der histologischen Untersuchung des Occipitalorgans von M. fasciatus ergab sich, daß die gesamte Muskulatur dieses Fisches von solchen Wurmparasiten durchsetzt war: sogar zwischen den Sinneszellen der Seitenorgane fand ich sie eingeschaltet.

Leydig (1894) macht ebenfalls auf in den Schleimkanälen der Fische aufgefundene Parasiten aufmerksam. Er berichtet (p. 123), daß er in den Schleimkanälen des Kopfes von Corvina einen merkwürdigen Schmarotzerkrebs beschrieben hat. Auch Bergsöe soll einen solchen beim Schwertfisch aufgefunden und als Philichthys xiphiae bezeichnet haben.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Die Seitensinnesorgane des Kopfes der Macruriden sind, wie bei den meisten Tiefseefischen sehr stark entwickelt, während der Rumpfseitenkanal nicht auffallend hervortritt. Überall ist zugegen ein Supraorbitalkanal, ein Infraorbitalkanal und ein Operculo-Mandibularkanal. Die Commissura frontalis ist bei allen Coelorhynchern aufgehoben, der C. occipitalis ist ein bei allen Macruriden auftretender Dorsalzweig des Scapularkanals homolog.

2. Im Prinzip stimmen alle 10 untersuchten Macruriden in ihren Seitenorganen überein. Ausnahmslos sind 33 Sinneshügel anwesend, durchweg ist ein einheitlicher Operculo-Mandibularkanal vorhanden, ebenso finde ich stets die unvollkommene Occipitalkommissur vor. Supra- und Infraorbitalkanal stehen an der Spitze des Kopfes miteinander nie in Verbindung.

3. Die bestehenden Unterschiede sind entstanden Hand in Hand mit der Differenzierung in die einzelnen Arten. So werden bei M. cavernosus und Coelorhynchus äußerst weite Seitenkanäle mit großen Sinneshügeln vorgefunden, bei Bathygadus hingegen relativ schmale Kanäle mit kleinen Sinneshügeln. Weiter besitzt die Subgenus Coelorhynchus eine Membrana transversa I, eine M. intermedia und eine M. transversa III, wohingegen bei M. Petersoni z. B. nur eine M. transversa II vorhanden ist. Endlich geschieht die Trennung des Infraorbitalkanals vom Opercularkanal einmal durch M. transversa III, in anderen Fällen durch festes Gewebe. Bei der Subgenus Coelorhynchus herrscht vollkommene Einheitlichkeit in der Anordnung der Seitenkanäle, während zwischen den Arten der Subgenus Macrurus mehrfach Differenzen auftreten.

4. Die erwähnten Membranen sind eine völlig neue Erscheinung in den Seitenkanälen der Fische und finden sich an vier verschiedenen Stellen. Ihre Zahl wechselt bei den verschiedenen Arten und ist bei jenen am größten, wo das Seitenkanalsystem die weiteste Entfaltung erlangt hat. Letzteres ist der Fall vor allem bei M. cavernosus und den Coelorhynchern, während Bathygadus longifilis nur äußerst schmale Seitenkanäle aufzuweisen hat.

5. Der Sinneshügel E_5 des Supraorbitalkanals von M. cavernosus, M. Petersoni und M. laevis ist durch das Vorhandensein von M. transversa II in seiner Entwicklung gehemmt. Weiter wird die Commissura frontalis durch die Ausbildung von M. intermedia bei einigen Macruriden aufgehoben.

6. An Nervenendorganen finden sich Sinnesknospen und Sinneshügel in Kanälen, welch letztere mit ihrer Längsachse stets quer zu der Richtung der Seitenkanäle liegen. Die Sinneshügel des Kopfes erweisen sich ihrem histologischen Bau nach als typische Seitenorgane. Sie bestehen aus birnförmigen Sinneszellen mit großen Kernen und Sinneshärchen, welche die Membrana limitans durchsetzen. Daneben finde ich zylindrische Stützzellen, welche auf der Basalmembran ruhen und zwischen den Sinneszellen hindurch bis zur M. limitans hinaufreichen. Die Sinneshügel des Kopfes sind reicher an Birnzellen als die des C. lateralis. Es gibt Sinneshügel mit rundem, andererseits solche mit länglichem Sinneszellenpolster, welch letztere bei M. Petersoni und M. laevis auftreten.

7. Der Rumpfkanal der einzelnen Arten erstreckt sich als Fortsetzung des Scapularkanals nach hinten, begibt sich an die untere Seite des Körpers, um darauf weiter nach hinten zu verlaufen. Er ist verschieden weit über den Rumpf hin entwickelt und zeichnet sich oft bei jungen Exemplaren durch besondere Kürze aus. Bei allen Macruriden steht seine geringe Weite in keinem Verhältnis zu den oft enormen Hohlräumen der Kopfkanäle. Der Canalis lateralis besteht aus einem häutigen Rohr. Dieses wird von festem Material umscheidet, welches von Schuppe zu Schuppe in seiner Beschaffenheit wechselt.

8. An der Innervation der Seitenorgane sind der R. ophthalmicus superficialis VII, der R. buccalis VII, der R. oticus VII und der R. mandibularis externus VII beteiligt. Die Sinneshügel des Scapularkanals und Canalis lateralis versorgt der R. lateralis nervi vagi mit Nervenfasern. Ebenso wie bei Gadus besitzt der N. glossopharyngeus IX keinen dorsalen Zweig und beteiligt sich in keiner Weise an der Innervation der Seitenorgane.

9. Alle Macruriden gehören in bezug auf die Gestaltung des Vorderhirns zum Salmonidtypus. Die Lobi optici sind kräftig entwickelt und besitzen ein Cerebellum trilobatum, dessen Stammteil bei M. cavernosus senkrecht in die Höhe ragt, während er bei M. flabellispinis nach hinten gekrümmt ist. Die Lobi laterales des Cerebellums sind sehr gur entwickelt.

10. Das Ciliarnervensystem breitet sich im Gebiet der Augenmuskelnerven aus. Es setzt sich aus zwei Wurzeln zusammen, deren eine dem Ganglion sympathicum I, die andere dem Trigemino-Facialiskomplex entstammt. Es ist ein R. brevis, ein R. longus und das Ganglion ciliare zu konstatieren.

11. Der Trigemino-acustico-facialiskomplex besitzt drei Wurzeln, welche das Ganglion acusticum, das Ganglion gasseri, das Ganglion geniculi und das Ganglion facialis bilden. Diese sind bei M. cavernosus wohl zum Teil aufs engste miteinander verbunden, trotzdem lassen sich aber die einzelnen Ganglienabschnitte bequem erkennen. Aus ihnen gehen die einzelnen Acusticus-, Trigeminus- und Facialiszweige hervor. Beim N. trigeminus wurde ein R. lateralis accessorius geschildert, welcher bei allen Gadoiden besonders vollkommen entwickelt ist. Der R. recurrens nervi facialis tritt bei M. cavernosus als völlig neuer Nerv im Facialisgebiet auf, welcher neben einer somatisch-sensorischen vor allem eine motorische Wurzel enthält, welch letztere ein saugnapfartiges Gebilde innerviert.

12. An der Vagusgruppe ist ein Lateralisganglion sowie ein relativ großes Vagusganglion zu konstatieren. Ein eigentlicher Truncus branchialis ist nicht entwickelt, die Kiemenäste gehen fast durchweg gesondert aus dem Vagusganglion hervor.

13. Bei M. cavernosus sind die Occipitospinalnerven *b* und *c* entwickelt. Ein Zweig des ersteren, der R. dorsalis occipitalis, innerviert das bei allen Macruriden auftretende Occipitalorgan.

14. Der Kopfteil des N. sympathicus bildet fünf Ganglienknoten, welche mit dem Ganglion des benachbarten Hirnnerven durch einen Ramus communicans in Verbindung stehen. Das Ganglion sympathicum I ist das größte von allen und liegt nahe bei dem Trigemino-Facialisganglienkomplex. Es besitzt ebenso wie alle Sympathicusganglien besonders kleine Ganglienzellen. Eigenartig ist endlich das Auftreten von drei Commissurae transversae, welche drei Sympathicusganglien beider Kopfseiten miteinander verbinden.

15. Zur physiologischen Bedeutung der Seitenorgane der Macruriden ist zu erwähnen, daß sie weder Leuchtorgane noch elektrische Organe, sondern in höchstem Maße verfeinerte Seitensinnesorgane, zur Wahrnehmung schwacher Wasserdrucke bestimmt, darstellen. Sie überliefern dem Fisch so feine Sinneseindrücke, daß ihm in seinen Seitenorganen geradezu ein Ersatz für den Gesichtssinn erwächst. Die in den Kanälen beobachteten Membranen dienen wahrscheinlich dazu, die das Kanalsystem durchbebenden Wellen zu verstärken.

16. Schließlich wurde ein bei allen Macruriden auftretendes, völlig neues Organ, das Occipitalorgan, beschrieben, welches dicht vor der ersten Rückenflosse gelegen und dessen Funktion unklar ist. Bei M. cavernosus beobachtete ich ein saugnapfähnliches Gebilde.

Literaturverzeichnis.

Alcock, A., Natural History Notes from H. M. Indian Marine Survey Steamer „Investigator". Ann. and Magaz. Nat. History (6), Vol. IV, 1889.

Ders., Natural History Notes from H. M. Indian Marine Survey Steamer „Investigator". Nr. 10 u. 12. Journ of the Asiatic Society of Bengal, Vol. LVIII, P. II. Calcutta 1890.

Ders., Natural History Notes from H. M. Indian Marine Survey Steamer „Investigator". Ann. and Mag. Nat. History (6), Vol. VI, 1890.

Ders., Natural History Notes from H. M. Indian Marine Survey Steamer „Investigator". Ann. and. Mag. Nat. History (6), Vol. X, 1892.

Ders., Natural History Notes from H. M. Indian Marine Survey ship „Investigator". Ann. and Mag. Nat. History (7), Vol. II, 1898.

Ders., A descriptive Catalogue of the Indian deep-sea Fishes in the Indian Museum. Calcutta 1899.

Allis, E. Ph., The anatomy and development of the lateral line system in Amia calva, in: Journ. Morphol., Vol. II, 1889.

Ders., The cranial muscles and cranial and first spinal nerves of Amia calva, ibid., Vol. XII, 1897.

Ders., The lateral sensory canals, the eye-muscles and the peripheral distribution of certain of the cranial nerves of Mustelus laevis, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (NS.), Vol. XLV, 1901.

Beard, J., On the cranial ganglia and segmental sense organs of fishes. Zool. Anz. 1885, Jahrg. 8.

Bender, O., Die Schleimhautnerven des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus der Wirbeltiere. Studien zur Morphologie des Mittelohres und der benachbarten Kopfregion der Wirbeltiere. Zool. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel. Jena 1907.

Bodenstein, E., Der Seitenkanal von Cottus gobio. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVII, Heft 1, 1882.

Bonsdorff, J. E., Disquisitio Anatomica, Nervum trigeminum partemque cephalicam Nervi sympathici Gadi Lotae Linn. cum nervis iisdem apud Hominem et Mammalia comparans. 1846.

Boulenger, G. A., Notes on the Classification of Teleostean Fishes. — IV. On the Systematic Position of the Pleuronectidae. Ann. and Mag. Nat. Hist. (7), Vol. X, 1902.

BRAUER, A., Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee Expedition auf dem Dampfer Valdivia 1898/99. I. Die Tiefseefische. Systematischer Teil. 1906.

Ders., Die Tiefseefische II. Anatomischer Teil, 1908.

CARUS, J. V., Prodromus Faunae mediterraneae V., 2. Stuttgart 1889—93.

CHEVREL, R., Sur l'anatomie du système nerveux grande sympathique des Elasmobranches et des poissons osseux. Archiv. Zool. Expér. 2. Sér., Tome V, Suppl. bis.

CHUN, CARL, Die pelagische Tierwelt in größeren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. Zoologica I, Heft 1—5, 1887.

Ders., Die Beziehungen zwischen dem arktischen und antarktischen Plankton. Stuttgart 1897.

Ders., Die pelagische Tierwelt in großen Meerestiefen. Verh. Ges. Deutsch. Naturf. und Ärzte, 63. Vers. 1890.

Ders., Aus den Tiefen des Weltmeeres. Schilderungen von der Deutschen Tiefsee-Expedition, 1. Aufl., Jena 1900. 2. Aufl., Jena 1902.

Ders., Die vertikale Verbreitung des marinen Planktons. C. R., 6. Congrès Intern. Zool. 1904.

COLE, F. J., On the cranial nerves of Chimaera monstrosa Linn., with a discussion of the lateral line system and of the morphology of the membrana tympani, in: Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XXXVIII, 1896.

Ders., Observations on the structure and morphology of the cranial nerves and lateral sense organs of Fishes, with especial reference to the genus Gadus, in: Trans. Linn. Soc. London (2), Zool., Vol. VII, 1898.

Ders., Notes on Prof. Judson Herricks Paper on the Cranial Nerves of the Cod Fish. Journ. of comp. Neurol., Vol. X, 1900.

COLLETT, R., Poissons du yacht l'Hirondelle. Résult. des campagnes par le Prince de Monaco 1896.

COLLINGE, W. E., The Sensory Canal System of Fishes. Part. I. Ganoidei. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. XXXVI, P. 4, NS. 1894.

Ders., On the Sensory Canal System of Fishes. Teleostei-Suborder A. Physostomi. Proc. Zool. Soc. London, 1895.

Ders., On the Sensory and Ampullary Canals of Chimaera. Proceed. zool. Soc. London, 1895.

EISIG, H., Die Seitenorgane und becherförmigen Organe der Capitelliden. Mitteil. a. d. zool. Stat. zu Neapel. 1879.

EMERY, C., Le Specie del Genere Fierasfer nel Golfo di Napoli e Regioni limitrofe. Fauna u. Flora d. Golf. v. Neapel, II. Monographie, p. 1—76, tav. I—IX. Leipzig 1880.

EWART, J. C., On the Cranial Nerves of Elasmobranch Fishes. Preliminary Communication. Proc. Roy. Soc. London, Vol. XIV, 1889.

Ders., The Lateral Sense Organs of Elasmobranchs. I. The Sensory Canals of Laemargus, Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XXXVII 1892.

Ewart, J. C., On the Lateral Sense Organs of Elasmobranchs. II. The Sensory Canals of the Common Skate (Raja batis), Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XXXVII, 1892.

Franque, Henricus, Amiae calvae Anatomia. Berolini 1874.

Friant, A., Recherches anatomiques sur les Nerfs Trijumeau et Facial des Poissons Osseux. Bull. d. l. Soc. des Sci. de Nancy, sér. II, Tome IV, Fasc. IX, 1879.

Froriep, A., Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus und über die Herkunft der Zungenmuskulatur, in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt., 1885.

Fürbringer, M., Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie, in: Festschrift Gegenbaur, 1897.

Garman, S., On the Lateral Canal System of the Selachia and Holocephala. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard, Vol. VII, 1889.

Ders., The Fishes. Mem. of the Mus. of Comp. Zool. Harvard College, 24, Vol. XXVI, 1899.

Gegenbaur, C., Über die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältnis zur Wirbeltheorie des Schädels. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften, Bd. VI, 1871.

Ders., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der wirbellosen, Bd. I u. II. Leipzig 1898 u. 1901.

Gierse, F. A., Untersuchungen über das Gehirn und die Kopfnerven von Cyclothone acclinidens. Morph. Jahrb., Bd. XXXII, 1904.

Giglioli, H., Deep-Sea-Exploration in the Mediterranean. Nature, Vol. XXV, 1881.

Ders., New Deep-Sea-Fish from the Mediterranean. Nature, Vol. XXVII, 1882.

Gibbert, C. H. u. Cramer, F., 1897, Report on the Fishes dredged in deep water near the Hawaian Islands, with descriptions and figures of twenty-three new species. Proceed. Unit. Stat. Nat. Mus., Vol. XIX. Washington 1907.

Goode, G. B. and Bean, T. H., 1886, Descriptions of new fishes obtained by the U. S. Fishes Commission mainly from deep water off the Atlantic and Gulf coasts, Proceed. Unit. Stat. Nat. Mus., Vol. VIII. Washington 1885.

Ders., Oceanic Ichthyology, Reports on the results of dredging etc., XXXVI. Memoirs of the Mus. of Comp. Zool. Harvard College, Vol. XXII. Cambridge 1896.

Goronowitsch, N., Das Gehirn und die Cranialnerven von Acipenser ruthenus. Morph. Jahrb., Bd. XIII. Leipzig 1888.

Ders., Der Trigemino-Facialiskomplex von Lota vulgaris. Festschrift Gegenbaur 1897.

Gottsche, M. C., Vergleichende Anatomie des Gehirns der Grätenfische. Müllers Archiv, 1835.

Günther, A., 1859—1870, Catalogue of the Fishes in the Collection of the British Museum, Vol. IV. London 1862.

GÜNTHER, A., Preliminary Notes on new Fishes collected in Japan during the Expedition of H. M. S. Challenger. Ann. Mag. Nat. Hist. (4), Vol. XX. London 1877.

Ders., Preliminary Notes of Deep-Sea Fishes collected during the Voyage of H. M. S. Challenger. Ann. Mag. Nat. Hist. (5), Vol. II. London 1878.

Ders., Report on the Deap-Sea Fishes collected by H. M. S. Challenger 1873—1876. Challenger Rept. Zool., Vol. XXII, 1887.

HANDRICK, K., Zur Kenntnis des Nervensystems und der Leuchtorgane des Argyropelecus hemigymnus. Zoologica, Bd. XIII, 1901.

HALLER, B., Vom Bau des Wirbeltiergehirns. I. Teil. Salmo und Scyllium. Leipzig 1898.

HAUSER, Annalen der Physik (4), Bd. V, 1901, p. 597.

HERRICK, C. J., The cranial and first spinal nerves of Menidia; a contribution upon the nerve components of the bony fishes, in: Journ. comp. Neurol., Vol. IX, 1899.

Ders., A contribution upon the cranial nerves of the Codfish, ibid., Vol. X, 1900.

Ders., The cranial nerves and cutaneous sense organs of North American Siluroid Fishes, ibid., Vol. XI, 1901.

HOFER, B., Studien über die Hautsinnesorgane der Fische. I. Teil: Die Funktion der Seitenorgane bei den Fischen. K. Bayer. Biol. Versuchsstation in München, 1906.

HOFFMANN, C. E., Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Nervus vagus bei Fischen. Gießen 1860.

JOHNSON, J. Y., New and very rare fish from the Mediterranean. Nature, Vol. XXVI, 1882.

JORDAN, D. ST. and EVERMANN, B. W., The fishes of North and Middle America. Washington 1896—98.

JOHNSTON, J. B., Das Gehirn und die Cranialnerven der Anamnier. (Deutsche Übersetzung von Dr. Geuthe.) Merkel u. Bonnet, Ergeb. Anat. u. Entw., Vol. XI, 1902.

Ders., Pleuronectes L. M. B. C. Memoirs, Vol. VIII, 1901.

Ders., The Morphology of the Vertebrate Head from the Viewpoint of the Functional Divisions of the Nervous System, in: Journ. comp. Neurol., Vol. XV, 1905.

Ders., The Central Nervous System of Vertebrates. Ergeb. u. Fortschritte d. Zool. Gießen, Bd. II.

KINGSBURY, B. F., The Structure and Morphology of the Oblongata in Fishes. Journ. Comp. Neurology, Vol. VII, 1897.

KOEHLER, R., Resultats scientifiques de la Campagne du „Candan“ dans le Golfe de Gascogne. Ann. de l'Univers. de Lyon. Paris 1896.

LANCHESTER-RUNGE, Aerodynamik 1909.

LANDACRE, FR. L., 1. The origin of the sensory components of the cranial ganglia, in: Anat. Rec. Philadelphia, Vol. IV, p. 71—79, 3 Fig.

Ders., 2. The origin of the cranial ganglia in Ameiurus, in: Journ. Comp. Neur. Philadelphia, Vol. XX, p. 309—411, 88 Fig.

v. Lendenfeld, R., The radiating Organs of the Deep-Sea Fishes. Mem. of Mus. comp. Zool., Vol. XXX, Nr. 2, 1905.

Leydig, F., Über die Schleimkanäle der Knochenfische. Müllers Arch. 1850.

Ders., Über die äußere Haut einiger Süßwasserfische. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. III, 1851.

Ders., Zur Anatomie und Histologie der Chimaera monstrosa. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1851.

Ders., Über die Nervenknöpfe in den Schleimkanälen von Lepidoleprus, Umbrina und Corvina. Arch. Anat. u. Physiol. 1851.

Ders., Beiträge zur mikrosk. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.

Ders., Anat.-histol. Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.

Ders. ,Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt 1857.

Ders., Über Organe eines 6. Sinnes. Zugleich als Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues der Haut bei Amphibien und Reptilien. Nova acta Acad. Caes. Leopold. Carol. germ. nat. curios., Bd. XXXIV, 1868.

Ders., Neue Beiträge zur anatomischen Kenntnis der Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische, in: Festschr. zur Feier des hundertjährigen Bestehens der naturw. Ges. in Halle. Halle 1879.

Ders., Anatomie und Histologie der Tiere. Bonn 1883.

Ders., Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische. Zool. Jahrbücher, Abt. für Anat. u. Ontog. der Tiere, 1894.

Lichtenfelt, Literatur zur Fischkunde. Eine Vorarbeit, 1906.

Lowe, Proc. zool. Soc., 1843.

Lütken, Vid. Meddel. Nat. Foren. Kjöbenhavn 1872.

Malbranc, M., Von der Seitenlinie und ihren Sinnesorganen bei Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1875.

Malme, Gust., Das Gehirn der Knochenfische. Stockholm 1891.

Marshall, W., Die Tiefsee und ihr Leben.

Maurer, F., Hautsinnesorgane, Feder- und Haaranlagen und deren gegenseitige Beziehungen. Ein Beitrag zur Phylogenie der Säugetiere. Morphol. Jahrb., Bd. XVIII, 1882.

Ders., Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895.

Mayer, J. C., Über den Bau des Gehirns der Fische in Beziehung auf eine darauf gegründete Einteilung dieser Tierklasse. Verh. der Kaiserl. Leopoldino-Carolinischen deutschen Akademie der Naturforscher, Bd. XXII, 1864.

Mayser, P., Vergleichend-anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung der Cyprinoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVI, 1882.

Merkel, Fr., Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. Rostock 1880.

MURRAY JOHN and HJORT, The Depths of the Ocean. A general account of the modern science of oceanography based largely on the scientific researches of the norwegian steamer Michael Sars in the North Atlantic. London 1912.

PARKER, G. H., The functions of the lateral line organ in Fishes, in: Bull. Bureau Fisheries, Vol. XXIV, 1904.

PINKUS, F., Die Hirnnerven des Protopterus annectens. Morpholog. Arbeiten, herausgeg. v. G. Schwalbe, Bd. IV, 1894.

POLLARD, H. B., On the anatomy and phylogenetic position of Polypterus, in: Zool. Jahrb., Bd. V, 5, Anat. Abt., 1892.

Ders., The lateral line system of Siluroids, ibid.

Ders., The oral cirri of Siluroids and the origin of the head in Vertebrates. Zool. Jahrb., Bd. VIII.

RABL-RÜCKHARD, Das Gehirn der Knochenfische. Biol. Zentralblatt 1885.

Ders., Das Gehirn der Knochenfische und seine Anhangsgebilde. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abt., 1883.

REGAN, C., On the systematic position and classification of the Gadoid or Anacanthine Fishes. Ann. Mag. Nat. Hist. (7), Vol. XI, 1903.

RETZIUS, G., Das Gehörorgan der Wirbeltiere. I. Das Gehörorgan der Fische und Amphibien. Stockholm 1881.

SAGEMEHL, M., Untersuchungen über die Entwicklung der Spinalnerven. Inaug.-Diss. Dorpat 1882.

Ders., Beiträge zur vergl. Anatomie der Fische. I. Das Cranium von Amia calva. Morphol. Jahrb., Bd. IX, 1884.

Ders., Beiträge zur vergl. Anatomie der Fische. III. Das Cranium der Characiniden nebst allgemeinen Bemerkungen über die mit einem Weberschen Apparate versehenen Physostomenfamilien. Morph. Jahrb., Bd. X, 1885.

Ders., Beiträge zur vergl. Anatomie der Fische. IV. Das Cranium der Cyprinoiden. Herausgeg. v. C. Gegenbaur u. H. Klaatsch. Morph. Jahrb., Bd. XVII, 1891.

SCHULZE, F. E., Die Sinnesorgane der Seitenlinie der Fische und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. VI, 1870.

SMITT, F. A., Hist. Scand. Fishes by Fries, Ekström and Sundevall II, Vol. I—II, 1893—95.

SOLGER, B., Neue Unters. z. Anatomie der Seitenorgane der Fische. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XVII—XVIII. I. Die Seitenorgane von Chimaera. II. Die Seitenorgane der Selachier. III. Die Seitenorgane der Knochenfische, 1880.

STANNIUS, H., Lehrb. d. vergl. Anat. der Wirbeltiere. Berlin 1846.

Ders., Das peripherische Nervensystem der Fische. Rostock 1849.

STECHE, O., Über leuchtende Oberflächenfische aus dem malayischen Archipel, in: Verh. d. z. Ges. Vers., 1907.

STEINDACHNER, F., Ichthyologische Beiträge (XV). Über einige seltene und neue Fischarten aus dem Canarischen Archipel. Sitzungsber. K. Akad. Wiss. math.-nat. Cl., Bd. C. Wien 1891.

STEUER A., Planktonkunde 1910.

Strong, O. S., The cranial nerves of Amphibia. A contribution to the morphology of the Vertebrate nervous system, in: Journ. Morphol., Vol. X, 1895.

Supino, F., Richerche sul cranio dei Teleostei, Fasc. I—IV. Roma 1901/02.

Ders., Morfologia del Cranio dei Teleostei, Heft 1—4. Roma 1904/06.

Trojan, E., Ein Beitrag zur Morphologie des Tiefseefischgehirns. Mem. of Mus. comp. zool., Vol. XXX, Nr. 3.

Vaillant, L., Expédition sci. du Travailleur et du Talisman, 1880—83. Paris 1888.

Wijhe, J. W. van, Über das Viszeralskelett und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus. Niederl. Archiv f. Zool., Bd. V, 1879—82.

Wiedersheim, R., Vergl. Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1906.

Wright, R. R., On the Skin and Cutaneous Sense Organs of Amiurus Proc. Canadian Inst., Toronto, n. s., Vol. II, 1884.

Erklärung der Tafeln.

Tafel I und II.

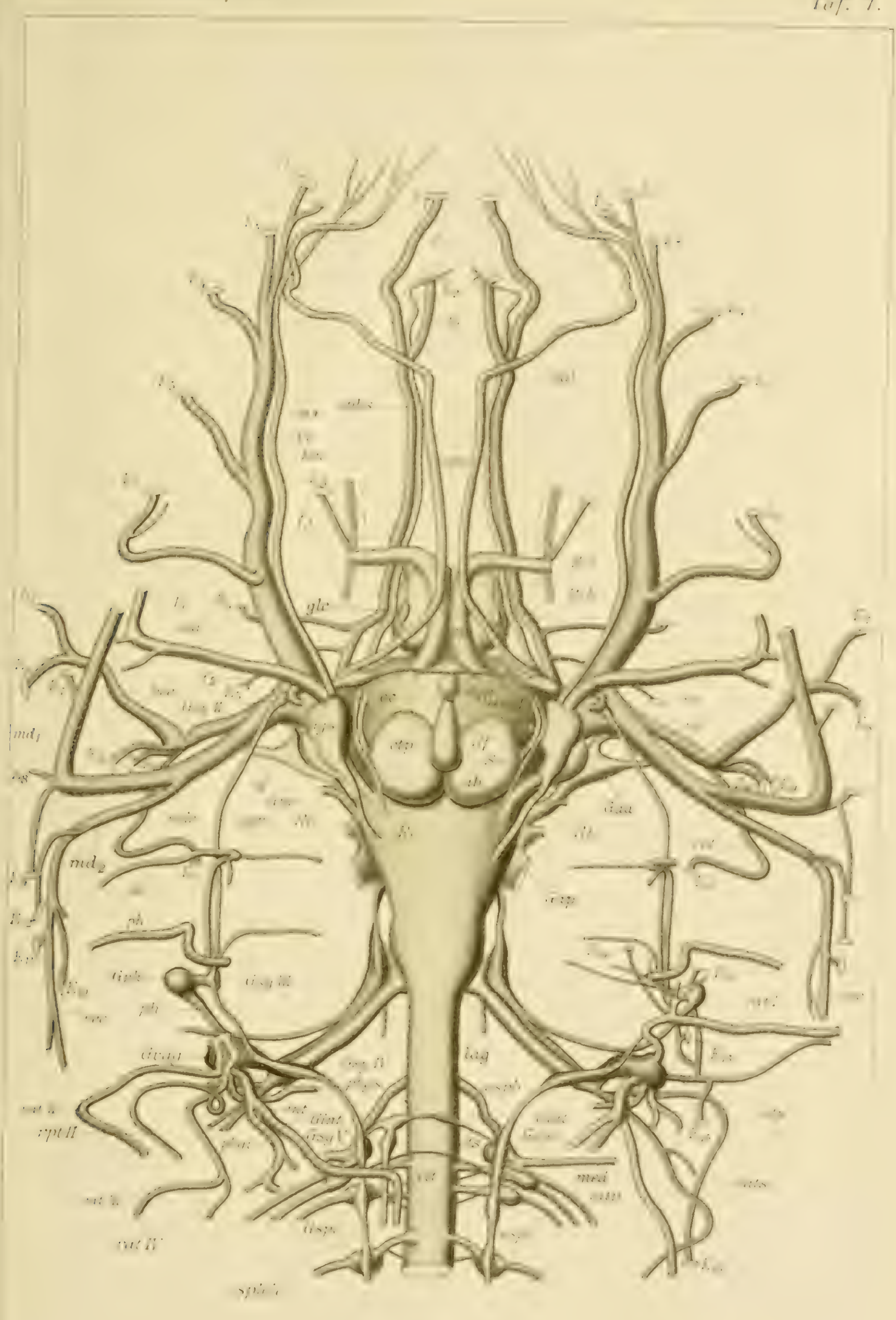
Aus Querschnitten rekonstruierte Darstellungen des zentralen und peripheren Nervensystems von Macrurus cavernosus. Vergr. 20fach. Taf. I Ansicht von unten, Taf. II seitliche Ansicht. Die Sinneshügel auf Taf. I sind schematisch angedeutet und besitzen nur $^1/_5$ der ihnen zukommenden Größe. Die blau gezeichneten Nerven dienen zur Innervation der Lateralsinnesorgane.

Bezeichnungen für das Nervensystem.

Ctr Stammteil des Kleinhirn.
VH Vorderhirn.
ZH Zwischenhirn.
MH Mittelhirn.
HH Kleinhirn.
NH Medulla oblongata.
Lol Lobus olfactorius.
Lop Lobi optici.
Llop Lobi laterales.
If Infundibulum.
Hyp Hypophysis.
Sv Saccus vasculosus.
Llc Lobi laterales Cerebelli.
Lp Lobi posteriores.
ol N. olfactorius I.
op N. opticus II.
oc N. oculomotorius III.
ocoi Ramulus III des Musculus obliquus inferior.
ocrit Ramulus III des Musculus rectus internus.
ocrsp Ramulus III des Musculus rectus superior.
tr N. trochlearis IV.
ab N. abducens VI.
Rcb Ramus ciliaris brevis.
Rcl *Ramus* ciliaris longus.
Glc Ganglion ciliare.
Ggs Ganglion Gasseri.
Gnc Ganglion Geniculi.
Gnf Ganglion facialis.
Gsy I—V Ganglion symp. I—V.
Gap Hinterer Abschnitt des Ganglion acusticum.
Gaa Vorderer Abschnitt des Ganglion acusticum.
Ra Wurzel A des Trigemino-acustico-Facialiskomplexes
Rb Wurzel B des Trigemino-acustico-Facialiskomplexes.
Rc Wurzel C des Trigemino-acustico-Facialiskomplexes.
ophp Ramus ophthalmicus profundus V.
mx R. maxillaris V.
md R. mandibularis V.
acc R. lateralis accessorius.

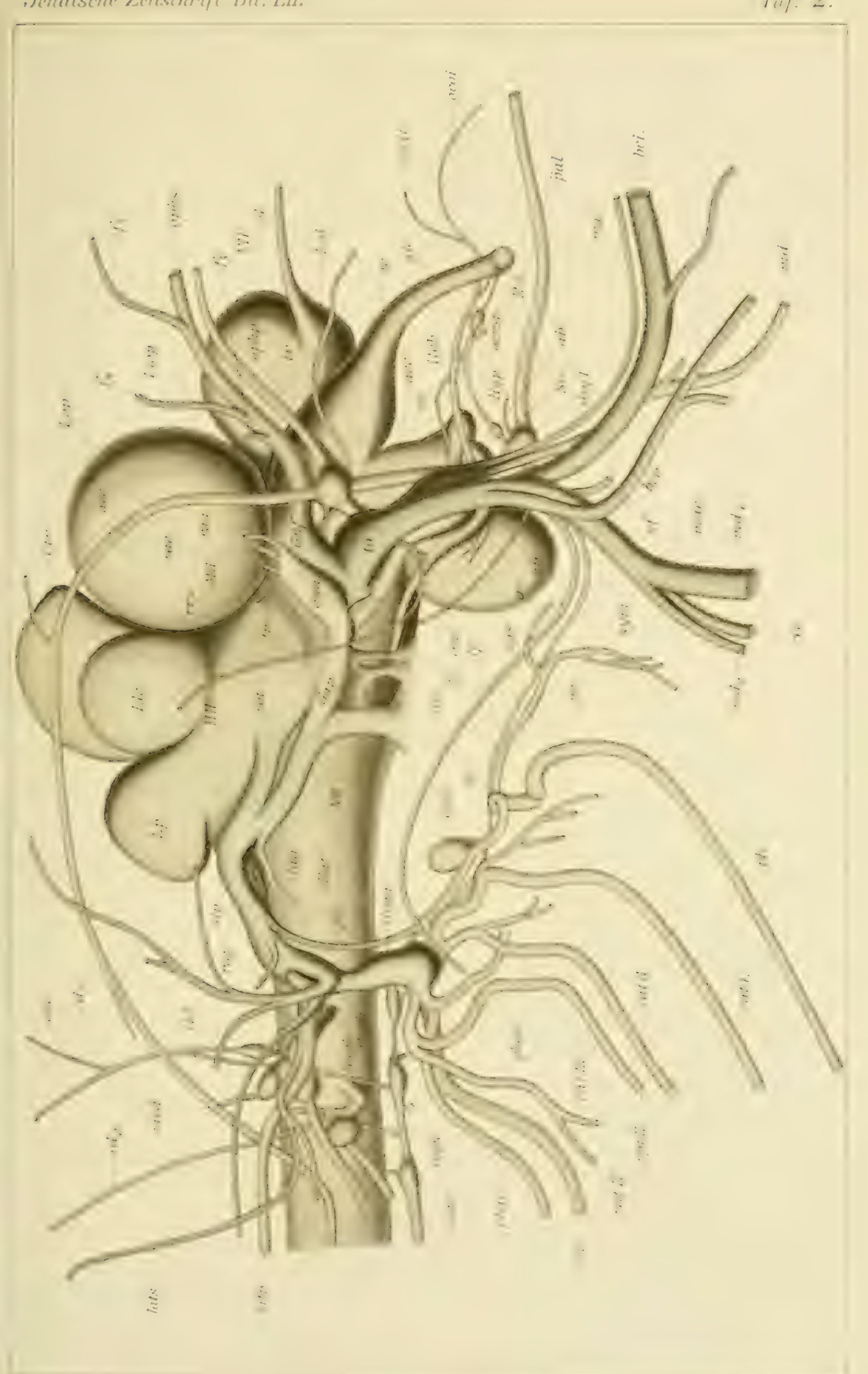
ophs R. ophthalmicus superficialis VII, f_1—f^5 dessen Äste.
bc R. buccalis VII.
bce R. buccalis externus.
bci R. buccalis internus.
rot R. oticus VII.
pal R. palatinus VII.
nf Ästchen des N. facialis.
mde R. mandibularis externus VII.
Md_1 R. mandibularis externus anterior.
Md_2 R. mandibularis externus posterior.
hy R. hyoideus VII.
rec R. recurrens nervi facialis.
raa Ramulus ampullae anterioris VIII.
rae Ramulus ampullae externae VIII.
rap Ramulus ampullae posterioris VIII.
rru Ramulus recessus utriculi VIII.
ras Ramulus acusticus sacculi VIII.
lag Ramulus lagenae VIII.
lats Ramus superficialis nervi lateralis vagi.
latp Ramus profundus nervi lateralis vagi.
vag N. vagus.
ph N. glossopharyngeus.
Gvag Ganglion vagi.
Gph Ganglion nervi glossopharyngei
Glat Ganglion lateralis.
stp R. supratemporalis rami lateralis.
rat R. praetrematicus nervi vagi.
rpt R. posttrematicus nervi vagi.
int R. intestinalis.
Gint Ganglion intestinale.
phgs R. pharyngeus superior.
phgi R. pharyngeus inferior.
sym N. sympathicus.
ctp Commissura transversa prima.
cts Commissura transversa secunda.
ctt Commissura transversa tertia.
ospb Occipitospinalnerv *b*.
ospc Occipitalspinalnerv *c*.
Gspb Ganglion des Occipitospinalnerven *b*.
Gspc Ganglion des Occipitospinalnerven *c*.
rd_1 Ramus dorsalis des Occipitospinalnerven *b*.
Gd Ganglion von rd_1.
doc Ramus dorsalis occipitalis.
med Ramus medius des Occipitospinalnerven *b*.
rd_2 R. dorsalis der vorderen dorsalen Wurzel des Occipitospinalnerven *c*.
spl Nervus splanchnicus.

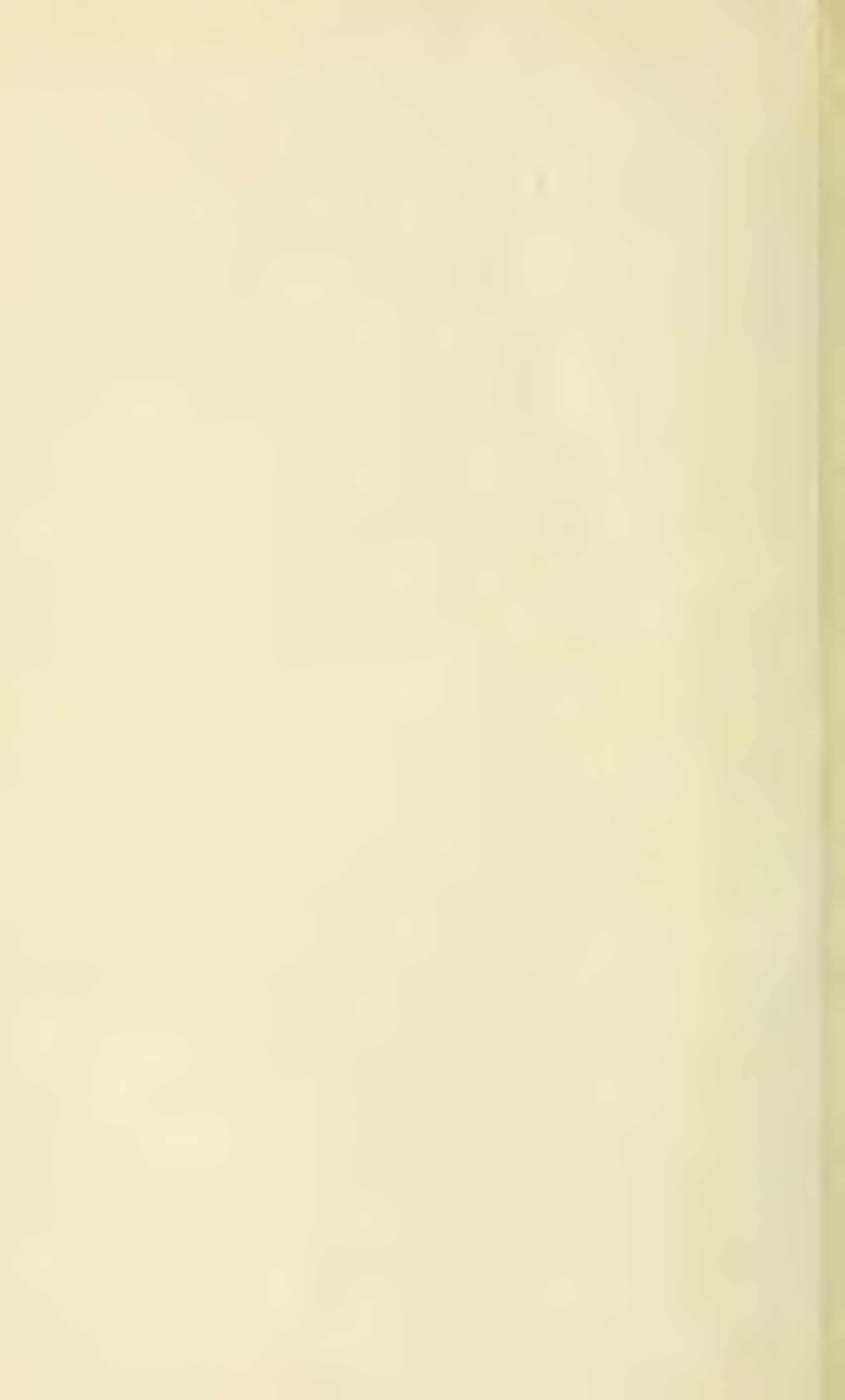
Druck von Ant. Kämpfe, Jena.



Pfuller gez.
v. Gustav Fischer







Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Handbuch der Entomologie.

Bearbeitet von

Dr. C. **Börner**, St. Julien bei Metz; Prof. Dr. P. **Deegener**, Berlin; Prof. Dr. K. **Eckstein**, Eberswalde; Dr. A. **Handlirsch**, Wien; Prof. Dr. O. **Heineck**, Alzey; Dr. K. **Holdhaus**, Wien; Dr. H. v. **Lengerken**, Berlin; Dr. O. **Prochnow**, Berlin-Lichterfelde; Dr. L. **Reh**, Hamburg; Ew. **Rübsaamen**, Berlin; Prof. Dr. **Chr. Schröder**, Berlin-Schöneberg.

Herausgegeben von Prof. Dr. Chr. Schröder, Berlin-Schöneberg.

Das Handbuch erscheint in etwa 14 Lieferungen im Umfang von je 10 Druckbogen und wird in 3 Bänden vollständig werden.

Um die wünschenswerte Herausgabe eines zusammenfassenden Handbuches der Entomologie zu ermöglichen, haben sich mehrere Fachgenossen, welche durch eigene Forschungen tiefere Einblicke in einzelne Gebiete der Entomologie gewonnen haben, zu gemeinsamer Arbeit vereinigt. Wesentliche Gesichtspunkte für den Ausbau des Werkes haben sich aus der praktischen Mitwirkung der Mitarbeiter ergeben, die mit hingebender Vertiefung in die Ziele des Werkes eigene Wünsche im Interesse des Ganzen zurückstehen ließen, um ihr anerkanntes Wissen in den Dienst eines Werkes zu stellen, das eine ungewöhnliche Förderung der Entomologie erstrebt.

Das „Handbuch der Entomologie“ will eine erschöpfende, quellenartige Übersicht über das gesamte Wissensgebiet der Entomologie geben, der vorliegenden Disposition nach einstweilen in Beschränkung der Bearbeitung einer Geschichte der Entomologie, der Sammel- und Musealtechnik u. ä., der Psychologie wie der deszendenztheoretischen Fragen.

Auf keinem anderen Gebiet der Zoologie erscheint die Literatur so äußerst umfangreich und zerstreut. Es ist daher ihre möglichst vollständige Zusammenfassung nach den bisherigen Tatsachenergebnissen wie in bezug auf die grundlegenden Probleme und noch offenen Fragen, unter besonderer Berücksichtigung auch der experimentell-entomologischen Forschung als die ganz wesentliche Aufgabe des „Handbuches“ betrachtet worden.

Band I bringt die Bearbeitung der Anatomie, Histologie und Morphologie der Larven und Imagines, der Oo- und Spermatogenese wie Embryogenie, der allgemeinen Morphologie, der Erscheinungen der Parthenogenesis, Dimorphose . . ., Metamorphose. Autoren sind die Herren Dr. C. Börner, St. Julien-Metz; Prof. Dr. P. Deegener, Berlin; Dr. H. v. Lengerken, Berlin; Dr. O. Prochnow, Berlin-Lichterfelde.

Band II enthält die Bionomie (einschl. der ökonomischen Entomologie), Blütenbiologie, Psychologie, Zoogeographie, Deszendenztheorie (einschl. der experimentellen Entomologie). Autoren sind die Herren Prof. Dr. K. Eckstein, Eberswalde; Prof. Dr. O. Heineck, Alzey; Dr. K. Holdhaus, Wien; Dr. L. Reh, Hamburg; Ew. H. Rübsaamen, Berlin; der Herausgeber.

Band III gehört der Bearbeitung der Paläontologie und Phylogenie wie der systematischen Übersicht. Autor Herr Dr. A. Handlirsch, Wien.

Da auch auf die illustrative Ausstattung des Werkes besonderer Wert gelegt worden ist, so darf dieses „Handbuch der Entomologie“ erwarten, seinem mit ernster Hingebung erstrebten Ziele voll zu entsprechen, ein Fundament zu werden für das Studium der Insekten, auf dem auch kommende Forscher weiterbauen können, zur Ausdehnung und gleichzeitigen Vertiefung unserer Kenntnisse dieser hochinteressanten Tiergruppen und hiermit des organischen Geschehens überhaupt.

Es liegen vor:

Lieferung 1—4

enthaltend Band I, Bogen 1—33 und Band III, Bogen 1—7.

Inhalt:

Band I: Kap. 1. **Haut und Hautorgane.** Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin. Mit 38 Abbild. Nebst Anhang: **Die Organe zur Lautäußerung.** Von Dr. O. Prochnow, Berlin-Lichterfelde. Mit 12 Abbild. (S. 1—75.) — Kap. 2. **Nervensystem.** Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin. Mit 40 Abbild. (S. 76—139.) — Kap. 3. **Sinnesorgane.** Von demselben. Mit 74 Abbild. (S. 140—233.) — Kap. 4. **Der Darmtraktus und seine Anhänge.** Von demselben. Mit 59 Abbild. (S. 234—315.) — Kap. 5. **Respirationsorgane.** Von demselben. Mit 63 Abbild. (S. 316—382.) — Kap. 6. **Zirkulationsorgane der Leibeshöhle.** Von demselben. Mit 45 Abbild. (S. 383—437.) — Kap. 7 (zum Teil). **Muskulatur und Endoskelett.** Von demselben. Mit 71 Abb. (S. 438—528.)

Band III: Kap. 1. **Aus der Geschichte der Entomologie.** Von Dr. A. Handlirsch, Wien. Mit 1 Abb. (S. 1—21.) — Kap. 2. **Über Entomologische Literatur und ihre Benutzung.** Von demselben. (S. 22—32.) — Kap. 3. **Zur entomologischen Technik.** Von demselben. Mit 17 Abbild. (S. 33—60.) — Kap. 4. **Die systematischen Grundbegriffe.** Von demselben. (S. 61—78.) — Kap. 5. **Nomenklatur, Typen und Zitate.** Von demselben. (S. 79—99.) — Kap. 6 (zum Teil). **Termitologie der für die Systematik wichtigsten Teile des Hautskeletts.** Von demselben. Mit 21 Abbild. (S. 100—112.)

DRUCK VON ANT. KAMPFE, JENA.

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT ZU JENA

ZWEIUNDFÜNFZIGSTER BAND

NEUE FOLGE. FÜNFUNDVIERZIGSTER BAND

ZWEITES HEFT

MIT 113 FIGUREN IM TEXT UND 1 TAFEL

Inhalt:

PREIS: 12 MARK





JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1914

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.
Ausgegeben am 23. Mai 1914.

Beiträge zur Kenntnis des Nerven- und Blutgefäß-systems von Lanceola, Vibilia, Rhabdosoma und Oxycephalus.

Von

Hermann Schmalz aus Dresden.

Mit 71 Figuren im Text.

I. Vorwort.

Die vorliegende Arbeit, die einen Beitrag zur Kenntnis des en- und Blutgefäßsystems von Lanceola, Vibilia und der ilie der Oxycephaliden geben soll, wurde auf Veranlassung Prof. Woltereck zu Weihnachten 1909 im zoologischen .tut der Universität Leipzig begonnen.

Die von mir zu behandelnden Vertreter der Hyperiden und yseeliden sind zwar schon des öfteren Gegenstand intensiver ersuchungen gewesen, doch haben sich diese zum weitaus ßten Teile auf systematischem Gebiete bewegt, und demgemäß den inneren, anatomischen und histologischen Bau, speziell auch Nerven- und Blutgefäßsystem, nur oberflächlich oder gar nicht berührt. Eine Bearbeitung dieses Gebietes schien daher angebracht und nicht überflüssig zu sein.

Das mir zur Untersuchung dienende Material verdanke ich der Freundlichkeit der Herren Prof. Dr. Chun und Prof. Dr. Woltereck. Es ist mir eine angenehme Ehrenpflicht, meinen hochgeehrten Lehrern für die Überlassung des zum Teil wertvollen Materials und ihre liebenswürdige Unterstützung auch an dieser Stelle ergebenst zu danken. Gleichfalls zu großem Danke verpflichtet fühle ich mich den Herren Dr. Wagler und Dr. Funke für ihr reges Interesse und ihre freundliche Hilfe, deren ich mich während der ganzen Dauer meiner Untersuchungen zu erfreuen hatte.

II. Material und Untersuchungsmethode.

Das zur Untersuchung dienende Material entstammte teils der „Deutschen Tiefsee-Expedition von 1898/99“, teils der „Deutschen

Südpolar-Expedition von 1903“; der weitaus größere Teil war in 70%igem Alkohol, ein kleinerer Teil in Osmiumsäure und Formol konserviert worden. Ich konnte nicht finden, daß einer dieser Konservierungsmethoden vor der anderen ein bemerkenswerter Vorzug zu geben ist; beide werden mit Erfolg angewendet werden können. Die mit der binokulären Lupe in toto zu untersuchenden Exemplare wurden in Nelkenöl aufgehellt, die zur mikroskopischen Beobachtung bestimmten Individuen in Paraffin mit 60° Schmelzpunkt zu 3, 5 und 10 μ geschnitten und in Hämatoxylin, Säurekarmin, Orange G, Eosin und nach der bekannten Methode von M. Heidenhain gefärbt. Besonders gute Dienste leistete mir auch die Färbung mit Hämalaun und darauffolgender Differenzierung in 96 Teilen 70%igem Alkohol und 4 Teilen Salzsäure. Ausgeführt wurden die mikroskopischen Untersuchungen mit einem Leitz-Mikroskop mit den Okularen 1, 2, 3, 4 und 6 und den Objektiven 2, 3, 4, 6 und 7; für den feineren histologischen Bau, besonders des Nervensystems, kam als Objektiv $^1/_{12}$ Ölimmersion in Anwendung.

Zur Orientierung sei schließlich noch bemerkt, daß in der folgenden Abhandlung unter Sagittalschnitten solche zu verstehen sind, die in der Längsrichtung des Tieres dorsoventral verstreichen; Frontalschnitte gehen parallel der Stirnfläche des Tieres und Querschnitte führen durch die auf diesen zwei senkrecht stehende Ebene. Aus der Tatsache, daß bei Lanceola und Vibilia Stirnfläche und Rückenlinie einen R bilden, bei den Oxycephaliden dagegen Kopf und Rücken eine fortlaufende Gerade darstellen, resultiert, daß den Frontalschnitten durch den Körper von Lanceola und Vibilia die Vertikalschnitte durch den Körper der Oxycephalus- und Rhabdosomaformen entsprechen et vice versa.

III. Systematisches.

Im Hinblick auf die so überaus große Anzahl von Forschern, die sich mit der Anatomie und Histologie der Amphipoden beschäftigt hat, kann es nicht Wunder nehmen, daß die Systematik dieser Gruppe des Tierreichs den mannigfaltigsten Änderungen unterworfen gewesen ist. Je nachdem man den Bau der Beine oder die Beschaffenheit der Antennen oder Mundwerkzeuge usw. für das Maßgebende hielt, zählte man eine Familie bald dieser, bald jener Unterordnung zu. So ist es möglich gewesen, daß man

entschieden fernstehende Formen wegen Übereinstimmung in rein nebensächlichen Momenten als nahe Verwandte behandelt hat und umgekehrt. GARBOWSKI [1]) bemerkt dazu sehr richtig: „Ein falsch gewählter Charakter kann in eine Gruppe heterogene Formen zusammenbringen und Formengruppen auflösen, deren phyletischer Zusammenhang sehr ausgeprägt ist."

Im folgenden seien in aller Kürze unter Bezugnahme auf (GARBOWSKI [2]) die wichtigten der aufgestellten Systematiken chronologisch aufgeführt.

1840. MILNE EDWARDS:

Fam. Hyperina: 1. Gruppe: Hypérines gammaroides (Vibilia).
2. „ „ ordinaires (Phronima).
3. „ „ anormales (Oxycephalus).

1852. DANA:

Subtribus Hyperidea:

1. Fam. Hyperidae:	1.	Unterfam.:	Vibilinae.
	2.	„	Hyperinae.
	3.	„	Synopinae.
2. Fam. Phronimidae:	1.	„	Phroniminae.
	2.	„	Phrosininae.
	3.	„	Phorcinae.
3. Fam. Typhidae:	1.	„	Typhinae.
	2.	„	Pronoinae.
	3.	„	Oxycephalinae.

1879. CLAUS (unter Zugrundelegung der Syst. von MILNE EDWARDS):

Pladysceliden (Hypérines anormales: zusammengelegte Antennen):

1. Fam. Typhidae.
2. „ Scelidae.
3. „ Pronidae.
4. „ Lyceidae.
5. „ Oxycephalidae.

---

1) „Phyletische Deutung der Lithobiusformen." Zool. Jahrbuch v. SPENGEL, Bd. IX, Jena 1896.

2) „Hyperienartige Amphipoden des Mittelmeeres." Berichte der Komm. für Tiefseeforschung XX. Zool. Ergebn. IX. S. M. S. „Pola" 90/94. Wien 1896.

Hyperinen (H. gammaroides und H. ordinaires; normale Antennen):

1. Fam. Vibilidae.
2. „ Hyperidae.
3. „ Phronimidae.

1890. Bovallius:

Amphipoda hyperiidea:

1. Subtribus: Hyperiidea recticornia (Vibilia).
2. „ „ filicornia (Phronima).
3. „ „ curvicornia (Oxycephalus).

1891. Chun:

Amphipoda:

1. Unterordnung: Caprellideae.
2. „ Crevettina.
3. „ Synopidea.
4. „ Gammaroidea (Lanceola, Vibilia).
5. „ Hyperina: 1. Hyperidae. 2. Phronimidae. 3. Platyscelidae.

1896. Garbowski:

1. Unterordnung: Gammaroidea.
2. „ Subhyperiidea.
3. „ Scinidea.
4. „ Vibilidea.
5. „ Tyronidae.
6. „ Hyperiidea.

1909. Woltereck:

1. Unterordnung: Hyperiidea.
2. „ Hyperiidea gammaroidea:
   - Tribus I: Primitiva.
     - Subtribus 1. Completa.
       - Fam. Lanceoliden usw.
     - Subtribus 2. Incompleta.
       - Fam. Eumimonectidae usw.
   - Tribus II: Derivata.
     - Fam. Scinidae.
     - „ Vibilidae.
3. „ Gammaridea.

IV. Körperbau und Organisation.

1. Allgemeines.

Wer sich je eingehend mit den Hyperiiden beschäftigt hat, dem muß die erstaunliche Vielseitigkeit im Bauplan dieser Gruppe der Amphipoden aufgefallen sein, die „wie keine andere Tiergruppe den formenbildenden Einfluß rein pelagischen Lebens erkennen läßt“. Zwischen den beiden Extremen, Thaumatops und Mimonectes mit ihrer Hohlkugelform einerseits und den stabförmigen Oxycephaliden andererseits, finden wir Übergangsstadien in Formen wie zum Beispiel Phronima, Vibilia und Lanceola. Während die Literatur über Phronima, die wegen ihrer zarten und durchsichtigen Körperbildung eines der ausgezeichnetsten Beobachtungsobjekte der Amphipoden darstellt, eine recht umfangreiche ist — es sei nur an die Werke von CHUN, FORSKÅL, LATREILLE, MILNE EDWARDS und besonders CLAUS erinnert — finden sich über die vier von mir zu behandelnden Arten: Vibilia, Lanceola, Rhabdosoma und Oxycephalus nur spärliche Bemerkungen. Obwohl sich die Systematiker zum Teil sehr eingehend mit den äußeren morphologischen Verhältnissen der Hyperiidea gammaroidea beschäftigt haben, so gibt es doch zum Beispiel über Vibilia und Lanceola, außer WOLTERECKS Bemerkungen über die Augen von Lanceola und FUNKES Untersuchungen über die Anatomie und physiologische Bedeutung der Darmabschnitte bei Vibilia und Lanceola, meines Wissens keine Arbeiten weiter, die die innere Anatomie dieser beiden Hyperiden zum Gegenstand hätten.

2. Vibilia und Lanceola.

Als eine der ältesten Notizen über Vibilia finden wir in MILNE EDWARDS trefflichem Werke: „Histoire naturelle des Crustacés“ vom Jahre 1840 die Bemerkung: „corps comprimé, tête petite: pates-mâchoires présentant des tiges palpiformes rudimentaires. Antennes supérieures obtuses: Vibilie.“

BOVALLIUS [1]) charakterisiert Vibilia folgendermaßen: „Head small, almost quadrangular. Eyes small, ovate or beaushaped. First dair of pereiopoda (gnathopods) simple, not chelate, second

1) THOMSON and MURRAY: „Report on the Scientific Results of the Exploring Voyage of H. M. S. ‚Challenger‘ 1873/76.“ „Amphipoda.“ Zoology, Vol. XXIX, 1, 2.

pair with a more or less produced carpal process. Femur of seventh pair (first joint of fifth pereiopods) shorter (than) or as long as the following joints together. Telson broad, well developed."

Besonders auffallend ist bei Vibilia der verhältnismäßig sehr kleine Kopf mit seinen zwei nicht besonders kräftig ausgebildeten Augen, die etwa in der Höhe der ersten Antennen liegen. Letztere zeichnen sich durch ihre starke Gestalt aus, und laufen nicht, wie dies bei Lanceola der Fall ist, in eine Spitze aus, sondern haben ein abgerundetes Ende. Die unteren Antennen sind etwa dreimal so lang als die oberen und bestehen aus drei langen und einer Anzahl kürzerer Glieder. Bei Lanceola ist das zweite Antennenpaar bedeutend kürzer und erreicht etwa nur das Fünfviertelfache des ersten.

Bei den mir zur Arbeit überwiesenen Vibilien kann man den Kopf wohl kaum als „quadrangular" bezeichnen; vielmehr ist sein Dach ziemlich spitz gewölbt. Vorsichtig abpräparierte und in Nelkenöl aufgehellte Köpfe lassen deutlich das an seiner dorsalen Seite in zwei Spitzen ausgezogene Gehirn erkennen, welches in seiner Form sehr stark an das Hirn von Lanceola erinnert, nur daß es bei den beobachteten Individuen nicht so breit und etwas mehr in die Länge gezogen war. Rechts und links vom Gehirn finden sich in etwas weniger als Augenhöhe zwei, bei Lanceola stets, bei Vibilia in günstigen Fällen, schon mit der binokulären Lupe zu erkennende Statolithenbläschen, über die später ausführlich berichtet werden wird.

Schließlich sei noch eines Drüsenpaares gedacht, das sich sowohl bei Vibilia als auch bei Lanceola findet: Es handelt sich um ein Paar gewaltig entwickelter Speicheldrüsen, die unter der Ansatzstelle des zweiten Antennenpaares gelegen sind, während sich die bekannten Antennendrüsen im Innern der Antennen finden. Eine eingehendere Untersuchung der erwähnten Speicheldrüsen läßt in ihnen deutlich zwei Arten von Kernen unterscheiden: Es finden sich einesteils größere, runde Kerne, die, mit Hämalaun gefärbt, deutlich eine feine Chromatinstruktur erkennen lassen, und von einer nur schwach färbbaren, durchaus homogenen Masse umgeben sind. Andererseits sind noch bedeutend kleinere Kerne vorhanden, die eine ovale bis bohnenförmige Gestalt besitzen, einheitlich dunkel gefärbt sind und augenscheinlich Bindegewebskerne darstellen. Zwischen diesen Kernen finden sich, über das ganze drüsige Gebilde verteilt, feine, zum großen Teil im Querschnitt getroffene Kanälchen.

Noch lückenhafter als von Vibilia ist unsere Kenntnis von Lanceola. Denn obwohl nach WOLTERECK das Gros unter den Hyperiidea gammaroidea primitiva die Lanceoliden darstellen, waren bis vor wenigen Jahren nur einige Exemplare gefunden: acht davon von der Challenger-Expedition von den Jahren 1873/76. Erst die beiden Tiefsee-Expeditionen, die Albatroß- und die Valdivia-Expedition, haben größere Mengen dieser Formen des Tiefseeplanktons erbeutet, letztere nicht weniger als 140 Exemplare. Die Lanceoliden teilt WOLTERECK[4]) in zwei Gruppen: „Solche mit Kristallkegeln im Auge und solche, deren Kristallkegel geschwunden sind."

STEBBING, der u. a. auch die Lanceoliden der Challenger-Expedition bearbeitet hat, gibt uns von ihnen folgende allgemeine Charakteristik[5]): „Head anteriorly convocated, the upper part more or less projecting into a rostrum. Eyes small, like thore in the Gammarids, placed incommonly, for down on the sides of the head. First pair of antennae long, the flagellum more or lesse lanceolate tumid: some-what like that in the Vibilidae. Second pair are long, filiform, with very long joints. Urus (segments in connection with the uropods and telson) like that of the Hyperiidae."

Die oberen Antennen tragen auf ihrer Innenseite eine größere Anzahl von Sinnesborsten, die auf einem mächtigen, enorm entwickelten Sinnespolster sitzen, welches die Antennen zum großen Teil erfüllt. Die Augen, die in ihrer Lage denen von Vibilia entsprechen und in flach-grubenförmigen Vertiefungen sitzen, sind weiter rückgebildet als bei jenen, wenigstens soweit Lanceola Clausi in Frage kommt, die mir zur Verfügung stand und zu der Lanceolidengruppe gehört, deren Augen der Kristallkegel fehlt. Der Kopf besitzt eine eiförmig-ovale Gestalt und ist in seinem oberen Teile mehr oder weniger deutlich zu einer Art Rostrum ausgezogen. Ihrer äußeren Gestalt nach würde Lanceola wohl eine Mittelstellung zwischen den bereits erwähnten „Hohlkugelformen" Thaumatops und Mimonectes und Phronima einnehmen. Das Postabdomen oder Pleon ist bedeutend kürzer als bei Phronima und besteht aus sieben nahezu gleichgroßen

4) „Bulletin of the Museum of Comparative Zoology: XVIII. Amphipoda." Cambridge 1909.

5) THOMSON and MURRAY, „Report on the Scientific Results of the Exploring Voyage of H. M. S. ‚Challenger' 1873/76." „Amphipoda." Zoology, Vol. XXIX, 1, 2.

Segmenten, wie ja überhaupt GARBOWSKY als Charakteristikum für Vibiliden und Lanceoliden „einen gammaridenähnlichen Gesamthabitus mit relativ gleichartigen Segmenten und Gliedmaßen" angibt. Auch die sieben Mittelleibssegmente zeigen weder bei Vibilia noch bei Lanceola hinsichtlich ihrer Breite größere Differenzen.

Eine Scherenbildung (chela), wie wir sie in mächtiger Entwicklung am fünften Beinpaar bei Phronima finden, fehlt Vibiliden wie Lanceoliden. Selbst eine Greifhand (manus cheliformis), wie sie bei Oediceros und anderen auftritt, vermissen wir hier. Vielmehr haben wir bei beiden Formen noch ganz einfache Beinbildung, die selbst nicht durch leichte Erweiterung des vorletzten Gliedes eine Anlage zur Greifhandbildung erkennen lassen.

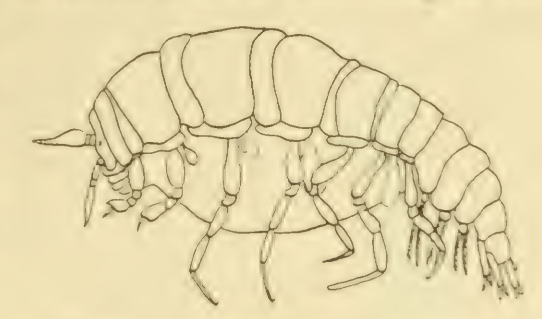
Während bei Phronima, und mit ihr bei Vibilia die Stirnlinie nahezu eine Gerade darstellt, fällt uns bei Lanceola ein schnauzenförmiges Vorspringen der Mundpartie auf, was dem Kopf des Tieres einen eigenartigen Ausdruck verleiht.

Was die Größe der mir zur Verfügung stehenden Vibiliden und Lanceoliden betrifft, so sei erwähnt, daß es sich in beiden Fällen nicht um vollständig ausgewachsene Tiere handelt. WOLTERECK gibt an, daß Lanceola Sayana bis zu 61 mm groß wird. Das größte von mir bearbeitete ♀ von Lanceola Clausi besaß eine Gesamtkörperlänge von 11,5 mm, das größte Vibiliden-♀ eine solche von 8,1 mm. Im Durchschnitt betrug jedoch die Körperlänge bei Lanceola etwa 6 mm, bei Vibilia 3,8 mm.

3. Rhabdosoma und Oxycephalus.

Soviel mag kurz über die äußeren Merkmale dieser beiden Formen gesagt sein; ich wende mich im folgenden der Familie der Oxycephaliden zu. Der schon mehrfach zitierte BOVALLIUS schildert diese eigenartige Gruppe der Platysceliden mit den Worten: „Head long; produced anteriorly into a rostrum. Eyes large, not occupuying the whole head. First pair of antennae fixid at the under-side of the head in a special groove between the rostrum and the eyes; first joint of flagellum tumid, the rest subterminal, flew-jointed. Second pair fixed at the unter hinder corner of the head, angularly folded (♂) or wanting (♀). Pereiopoda (gnathopods and peraeopods) are walking legs. Seventh pair (fifth peraeopods) complete or rudimentary."

Was die beiden Formen Oxycephalus und Rhabdosoma anbelangt, so verweist BOVALLIUS in seiner Beschreibung auf die Schilderungen von CLAUS [6, 7]). Diese mögen daher, vorerst von Oxycephalus, angeführt sein: „Oxycephalus: Körper langgestreckt. Kopf in einen ansehnlichen, triangulären Schnabel ausgezogen, dessen Basis in tiefer, grubenförmiger Ausbuchtung an der Ventralfläche die Vorderfühler aufnimmt. Von dieser erstreckt sich eine flache Rinne an der Unterseite des Kopfes bis zu den Mundteilen zur


Textfig. 1. Lanceola Cl. (n. WOLTERECK).


Textfig. 2. Vibilia arm. (n. STEBBING).

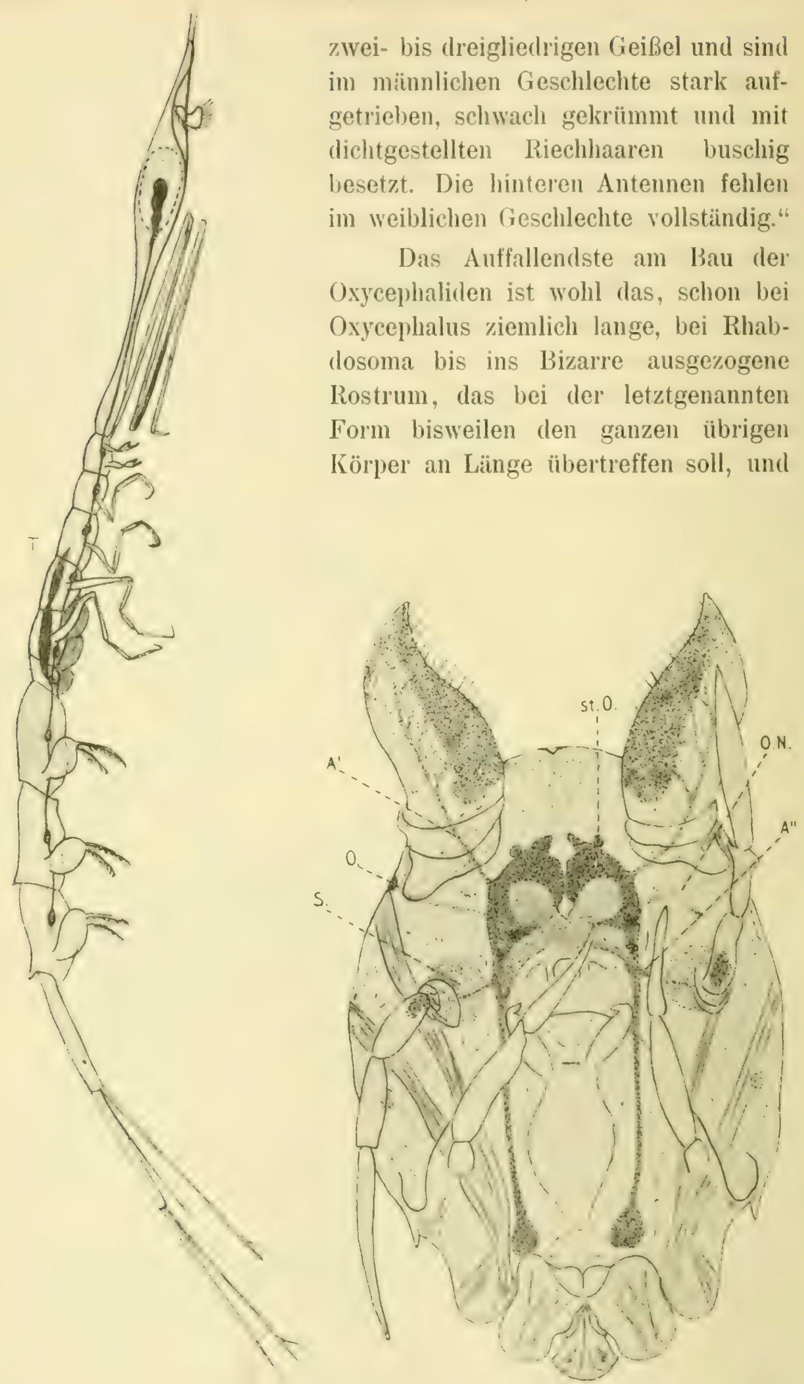

Textfig. 3. Oxycephalus (n. CLAUS).

Aufnahme des langen, zickzackförmig zusammengelegten, zweiten Antennenpaares. Die vorderen Antennen enden mit einer kurzen,

6) „Die Gattungen und Arten der Platysceliden." Arb. a. d. zool. Inst. Wien, Bd. II. 1879.
7) „Die Platysceliden." Wien 1887.

zwei- bis dreigliedrigen Geißel und sind im männlichen Geschlechte stark aufgetrieben, schwach gekrümmt und mit dichtgestellten Riechhaaren buschig besetzt. Die hinteren Antennen fehlen im weiblichen Geschlechte vollständig.“

Das Auffallendste am Bau der Oxycephaliden ist wohl das, schon bei Oxycephalus ziemlich lange, bei Rhabdosoma bis ins Bizarre ausgezogene Rostrum, das bei der letztgenannten Form bisweilen den ganzen übrigen Körper an Länge übertreffen soll, und



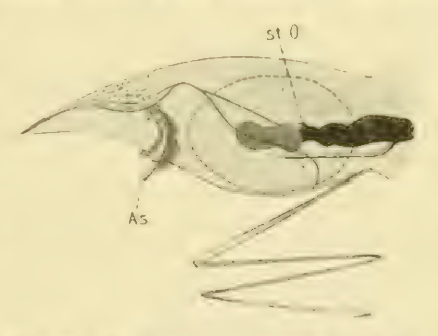
Textfig. 4. Rhabdosoma (n. CLAUS).

Textfig. 5. Lanceola Cl. ♀, Kopf von vorn.

welches wir schon bei Lanceola leise angedeutet fanden (vgl. CLAUS, „Die Platysceliden". Wien 1887).

Der ausgeprägte Sexualdimorphismus, der allen Platysceliden gemein ist, findet sich auch bei den Oxycephaliden: Die ersten Antennen des ♂ sind mächtig entwickelt, an ihrer Basis zwecks Aufnahme eines Ganglions stark aufgetrieben und mit Tausenden von Riechhärchen versehen, während sie sich beim ♀ „nicht weit vom indifferenten gemeinsamen Ausgangspunkt der ersten Antennenanlagen beider Geschlechter entfernt haben". Die zweiten, fünfgliedrigen Antennen sind beim ♂ von beträchtlicher Länge und zickzackförmig zusammengelegt; beim ♀ dagegen fehlen sie gänzlich.

Als besonders typisch für Rhabdosoma führt CLAUS folgende Tatsachen an: „Der untere Abschnitt des Kopfes ist stabförmig gestreckt und schwillt vorn zu der stark verbreiterten Augenregion an, welche sich in den langen Stirnstachel fortsetzt. Die vordere Antenne, in eine tiefe Grube eingeschlagen, endet im männlichen Geschlecht mit einfachem Geißelglied, welches beim ♀ hinwegfällt. Dagegen ist das dritte Schaftglied der weiblichen Antenne bauchig aufgetrieben und mit zahlreichen Riechfäden besetzt. Die Antenne des zweiten Paares verhält sich ganz ähnlich wie bei Oxycephalus."



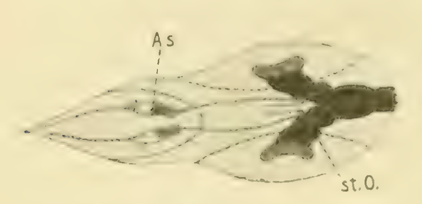
Textfig. 6. Oxycephalus von der Seite (Kopf).

Gleich dem Stirnschnabel sind auch die Uropodenpaare gewaltig ausgezogen. Das Abdomen ist, wie auch bei Oxycephalus, nicht einschlagbar.

Schwach mit Hämalaun gefärbte und in Nelkenöl aufgehellte Köpfe ließen deutlich das Gehirn und mit ihm die paarigen, statischen Organe erkennen, die, wie aus den schematisierten Textfig. 6—9 ersichtlich ist, bei Oxycephalus ziemlich nahe am Gehirn, und zwar an der Innenseite der gegabelten vorderen Hirnpartie, bei Rhabdosoma dagegen über dem Gehirn dicht unter dem Dach der Kopfanschwellung liegen und mit dem Hirnganglion durch ein außerordentlich kräftiges Nervenpaar in Verbindung stehen.

An dieser Stelle sei noch einer auffallenden Erscheinung gedacht, die, soviel mir bekannt ist, noch nirgends beobachtet

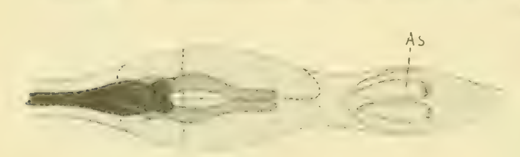
worden ist. Es fanden sich nämlich bei Rhabdosoma in dem Teile des Kopfes, der zwischen dem Mund und den Augen liegt, langgestreckte Hohlräume, die mit einer dicken Schicht Chitin ausgekleidet sind. Bei einem Exemplar ließen sich drei, bis 180 μ große, hintereinander liegende derartige Hohlräume feststellen. Man geht wohl nicht fehl, wenn man in dieser Einrichtung ein Mittel sieht, das der Versteifung und größeren Haltbarkeit dieser dünnen und langgestreckten Partie des Kopfes dienen soll.



Textfig. 7. Oxycephalus von oben (Kopf).

Schließlich sei noch bezüglich der Länge der von mir bearbeiteten Rhabdosomen und Oxycephalen bemerkt, daß diese bei den größten Exemplaren, einschließlich des lang ausgezogenen Rostrums und der ebenfalls gewaltig verlängerten Uropoden 64 mm, resp. 18 mm, betrug, wobei 30 mm, resp. 4 mm, auf den Kopf, gerechnet von der Mundpartie bis zur Rostrumspitze, kamen.

Textfig. 8. Rhabdosoma von der Seite (Kopf).



Textfig. 9. Rhabdosoma von oben (Kopf).

V. Nervensystem.

A. Gehirn.

1. Allgemeines.

Eine der vorzüglichsten Arbeiten, die wir über das Nervensystem der Amphipoden haben, ist die von Claus: „Der Organismus der Phronimiden.“ Auf sie wird daher des öfteren Bezug genommen werden, zumal ich mich selbst längere Zeit mit dem Nervensystem jenes zarten, im Leben rötlich gezeichneten Bewohners der gallertigen Pyrosomentönnchen beschäftigt habe, den

Forskål[8]) naiv als ein „mirum in suo genere animal oculorum forma et pedum numero" bezeichnet. Phronima sedent. Forsk. eignet sich, abgesehen davon, daß sie wegen ihrer Häufigkeit leicht zu beschaffen ist, besonders auch wegen ihrer Durchsichtigkeit ganz vorzüglich als Beobachtungsobjekt.

2. Vibilia und Lanceola.

a) Äußere Gestalt und Nerven des Hirns.

Zunächst möchte ich einige Bemerkungen über die äußere Form und Gestalt des Hirns voranschicken, welche, abgesehen von der Ausbildung der Antennen, namentlich von der Entwicklung der Augen abhängt. Sind diese so abenteuerlich groß ausgebildet, wie z. B. bei Phronima oder Rhabdosoma und Oxycephalus, so wird das Gehirn natürlich durch die entsprechend entwickelten Augenganglien ganz anders gestaltet sein, als etwa bei Formen wie Vibilia oder gar Lanceola, deren kleinen bzw. rudimentären Augen auch rückgebildete Augenganglien entsprechen.

Vorerst seien, der einfacheren Verhältnisse halber, die wir hier betreffs des Hirns antreffen, Vibilia und Lanceola vergleichsweise nebeneinander betrachtet. Wie bereits schon oben erwähnt, weist bei rein oberflächlicher Betrachtung das Gehirn dieser beiden Formen ziemlich die gleiche Gestalt auf: zwei mächtige, nebeneinander liegende Komplexe, die an ihrem mundwärts gelegenen Teil verschmolzen sind, während ihre beiden, scheitelwärts gelegenen Enden sich getrennt erhalten haben. Ist jedoch der Einschnitt zwischen den beiden Hemisphären bei Vibilia nur etwa ein Viertel so lang wie das ganze Gehirn, so sehen wir ihn bei Lanceola viel tiefer, fast bis zu zwei Drittel in die gesamte Hirnmasse eindringen. Dadurch, und durch die Ausbildung der Augenganglien erhält das Gehirn von Vibilia gegenüber dem von Lanceola ein viel gedrungeneres, kompakteres Aussehen. Eine weitere Abweichung in der äußeren Erscheinung der beiden Hirne läßt sich in der Lage der erwähnten paarigen Scheitelfortsätze konstatieren. Sind diese bei Vibilia leicht nach auswärts gebogen, so sind sie bei Lanceola direkt nach innen gerichtet, so daß naturgemäß ihre äußersten Enden nahe aneinander liegen, wogegen sie bei Vibilia weit voneinander entfernt sind; zu bemerken ist endlich noch, daß die Innenseite dieser Scheitelfortsätze bei Vibilia

8) „Descriptiones animalium in itinere orientali observ.; Hauniae. (Cancer sedent.)" 1775.

leicht geschwungen aufeinander zulaufen, bei Lanceola dagegen an ihrem Anfang und Ende ziemlich stark ausgebuchtet sind (Textfig. 5). Die ganze Hirnmasse ist bei beiden Hyperinen von einer Binde-

Textfig. 10. Textfig. 11. Textfig. 12.

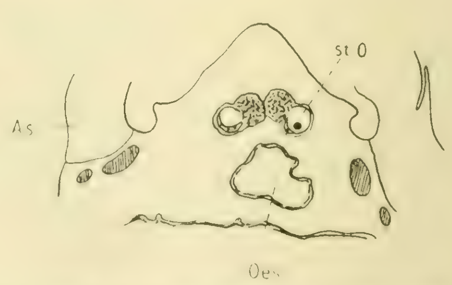
Textfig. 13. Textfig. 14. Textfig. 15.

Textfig. 10—15. Frontalschnitte durchs Gehirn von Lanceola Cl.

gewebsscheide umgeben, die sich stellenweise von der Oberfläche des Hirns leicht abzuheben scheint, jedenfalls nicht fest mit ihr verwachsen ist.



Textfig. 16. Frontalschnitt durchs Gehirn von Vibilia arm.



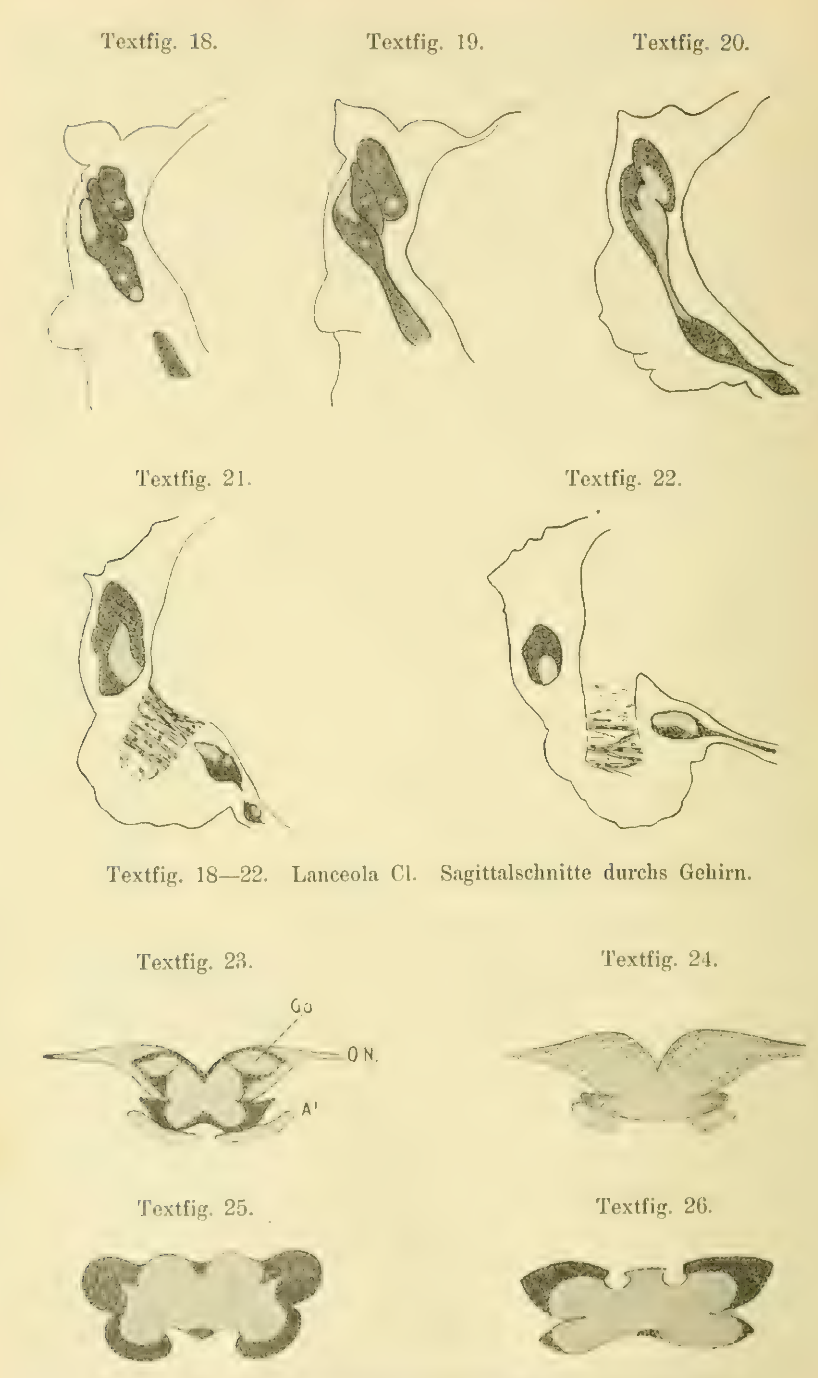
Textfig. 17. Vertikalschnitt durchs Gehirn von Vibilia arm.

Von den beiden konischen Scheitelfortsätzen führt diese Bindegewebshülle in Bandform nach dem Scheiteldach, wo sie das Gehirn am Kopfintegument fixiert.

Wie sich aus den Textfig. 10—15 bzw. 16 und 17 ergibt, endet, wie bei Phronima, auch bei Lanceola und Vibilia der vordere, frontale Hirnabschnitt mit „kolbig vorgewölbten Lobi“. Auch der kaudal gelegene Abschnitt des primären Hirnganglions läuft in zwei derartige kolbige Wölbungen aus.

Im Gegensatz zu Claus, der für das Hirn von Phronima einen einschichtigen Belag von Ganglienzellen festgestellt hat, habe ich bei Vibilia sowohl, wie bei Lanceola nachweisen können, daß namentlich im scheitelwärts gelegenen Teil des Gehirns diese Ganglienzellen in sieben und mehr Schichten übereinander lagen. Auch an den Außenseiten, zwischen den Austrittsstellen der zu den unteren Antennen führenden und der Augennerven lassen sich starke Anhäufungen des erwähnten gangliösen Rindenbelages beobachten. Dagegen sind die — wenn man den Kopf von vorn betrachtet — nach der Mitte zu gelegenen vorderen Partien beider Hirnhälften nur spärlich mit diesen Ganglienzellen bekleidet; auch im mundwärts gelegenen Teil der beiden vereinigten Hemisphären ist die Bedeckung mit gangliösen Rindenzellen nur minimal (Textfig. 5). Die einzelne Hirnhälfte besteht, wie sich an Sagittalschnitten sehr schön beobachten läßt, bei Lanceola, wie auch Vibilia, aus drei schräg übereinander liegenden Komplexen. Diese sind an ihren Außenseiten durch tiefe Einschnürungen voneinander getrennt (Textfig. 18, 19); nach innen zu verschmelzen sie jedoch miteinander und lassen nur noch in der Anordnung des Rindenbelags ihre einstige Dreiteilung erkennen (Textfig. 20). Schließlich wird, wie die Textfig. 21 und 22 lehren, die Verschmelzung der drei Komplexe nach dem Zentrum des Hirns zu eine vollkommene.

Aus dem obersten der drei Abschnitte entspringen die Augennerven, und zwar aus einem weit nach rückwärts gelegenen Teil, wie die Textfig. 23 und 24 erkennen lassen. Diese und die zwei folgenden Textfig. 25, 26 sind nach Querschnitten durch ein Lanceola-Hirn gezeichnet, und zwar liegt der auf Textfig. 23 wiedergegebene Schnitt am weitesten dorsal. Die zwei zu den Antennae superiores verlaufenden Nerven nehmen ihren Ursprung aus dem untersten Abschnitt vor den Augennerven, d. h. aus einer mehr frontal gelegenen Hirnpartie. Demselben Abschnitt entspringt schließlich noch das zu den Antennae inferiores führende Nerven-



Textfig. 18—22. Lanceola Cl. Sagittalschnitte durchs Gehirn.

Textfig. 23 26. Lanceola Cl. Vertikalschnitte durchs Gehirn.

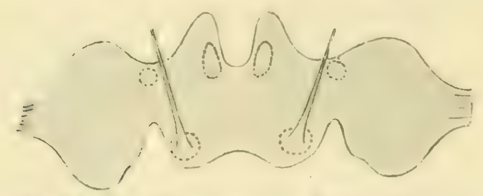
paar, und zwar einem sehr weit mundwärts gelegenem Teil: nicht weit über dem Eintritt der Schlundkommissuren in das Gehirn. Dieselbe Tatsache hat CLAUS bei Phronima vorgefunden. Er schreibt: „Ventralwärts, an der Übergangsstelle der Kommissur, wurzelt ein sehr schmächtiger, beim ♂ etwas stärker entwickelter Nerv, den ich als zur zweiten Antenne, bzw. deren Rudiment gehörig, betrachte.“

b) Histologie.

Zuerst ist zu bemerken, daß die beiden Hirnhemisphären durch mächtige Querkommissuren miteinander im Konnex stehen. Der ganze zentrale Teil des Gehirns ist vollkommen frei von „Ganglienkernen“, d. h. im Zentrum des Hirns gelegener Ganglienzellengruppen, die mit dem peripheren gangliösen Belag nicht in Verbindung stehen. Vielmehr ist das ganze Hirnmark lediglich von der Fibrillärsubstanz und der, zwischen dieser liegenden, sog. „LEYDIGschen Punktsubstanz“ erfüllt. Einige wenige Kerne, die sich verstreut im Innern des Hirns finden, sind als Bindegewebszellkerne anzusprechen. Sie unterscheiden sich von den Zellkernen ganglöser Natur schon durch ihre geringere Größe und stärkere Färbbarkeit, besonders aber auch durch ihre Gestalt: im Gegensatz zu den runden Ganglienkernen sind sie oval bis nierenförmig geformt. Diese Bindegewebszellkerne fand ich bei Lanceola und Vibilia übrigens auch in geringer Anzahl im ganglösen Rindenbelag selbst verstreut. Die Bindegewebszüge, denen diese Kerne angehören, durchziehen das ganze Hirn und dienen den feinen Nervenfibrillen als „Balken“ zur Stütze. Ihren Ursprung nehmen sie nach CLAUS von einer zarten Hülle bindegewebiger Natur, die sich zwischen der Hirnscheide und dem Gehirn findet.

Die paarigen Gruppen von beträchtlich vergrößerten Ganglienzellen, die CLAUS bei Phronima festgestellt hat, lassen sich auch bei Lanceola und Vibilia nachweisen. Wie bei Phronima, so handelt es sich auch bei unseren beiden Hyperiden um drei besonders ins Auge fallende, derartige Gruppenpaare. Bei Phronima liegen diese an der Innenseite der „hutförmigen Hinterlappen“, an der Ursprungsstelle der zu den Antennae superiores führenden Nerven und an der Dorsalseite des Gehirns zwischen Augenganglion und primärem Hirnganglion. Bei Vibilia und Lanceola sind sie dagegen folgendermaßen verteilt: Die größte Gruppe findet sich, entsprechend den Verhältnissen bei Phronima, an der inneren Seite der beiden verlängerten Scheitelfortsätze. Ein zweites Gruppenpaar ist etwa an der Ursprungsstelle des

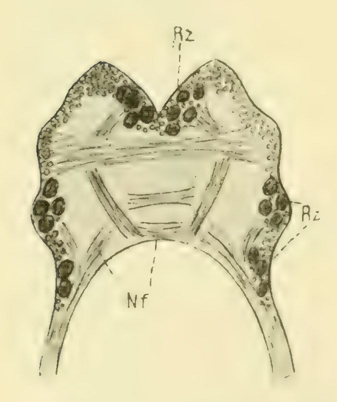
Augennervs, das dritte an der des zu den Antennae inferiores führenden Nervenpaares nachzuweisen. Zu bemerken ist noch, daß die Zahl der in diesen drei Gruppenpaaren vereinten Riesenzellen nicht groß ist. Sie schwankt zwischen je 3—8 Zellen. In der Textfig. 27 sind in dem schematisiert dargestellten Hirn von Phronima die Gruppen vergrößerter Ganglienzellen durch punktierte Linien umzogen; Textfig. 28 und 29 zeigt die Verhältnisse bei Lanceola.



Textfig. 27. Phronima sed. Forsk. Gehirn (schem.).

Wie schon erwähnt, nimmt die fibrilläre Nervensubstanz den weitaus größten Teil des zentralen Hirns in Anspruch. Sie tritt in doppelter Form in Erscheinung: 1. als ein System von fibrillären Faserzügen und 2. in Gestalt von sog. „Lagern molekularer Punktsubstanz“ oder „Marksubstanz“. Diese „Lager“ sind wohl nichts anderes als die optischen oder wirklichen Querschnitte von Fibrillenzügen. Claus hat für das Hirn von Phronima

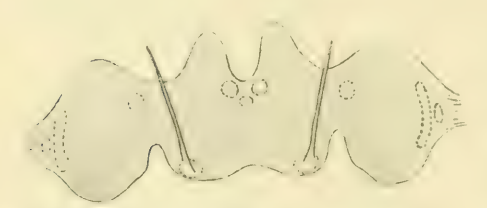
Textfig. 28.



Textfig. 29.



Textfig. 28 u. 29. Lanceola Cl. Frontalschnitte durchs Gehirn.



Textfig. 30. Phronima sed. Forsk. Gehirn (schem.).

nicht weniger als 11 derartige „Marklager“ festgestellt; eines ist unpaar, die übrigen sind paarig angeordnet. Textfig. 30 gibt ein Schema davon.

Leider war nun das mir zur Verfügung stehende Material schon zu sehr mitgenommen, als daß sich auch nur annähernd so eingehende Untersuchungen, wie sie CLAUS für das Gehirn von Phronima ausgeführt hat, hätten vornehmen lassen. Auch die Versuche, den Verlauf der Faserzüge unter starker Vergrößerung an in toto aufgehellten Hirnen zu studieren, wie es CLAUS bei Phronima getan hat, scheiterte an der im Vergleich zu Phronima geringeren Durchsichtigkeit der Gehirne. Immerhin war es doch möglich, wenigstens die wichtigsten Fibrillenzüge und „Marklager“ auch für Lanceoliden und Vibiliden festzustellen.

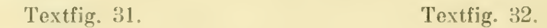
Die schon erwähnten, beide Hirnhemisphären verbindenden Querkommissuren lassen sich für Vibilia und Lanceola speziell in der Dreizahl nachweisen. Der bei weitem stärkste Faserzug findet sich dicht unter der Stelle, wo sich das Hirn in seine zwei Scheitelfortsätze gabelt. Er verläuft in leicht gewellten Linien, ebenso, wie die beiden anderen Fibrillenbänder, direkt horizontal. Seine beiden Enden laufen zwischen je zwei mächtigen „Marklagern“ aus — einzelne Fibrillen scheinen sogar in diese einzutreten. Die beiden anderen queren Kommissuren verstreichen dicht übereinander, fast genau im Zentrum des Hirns und sind bedeutend kürzer als die oberste Kommissur. An ihren beiden Enden werden sie von Fibrillärzügen begrenzt, die vom medianen Teil des Hirns ziemlich steil nach oben verlaufen und bis an die oberste, mächtigste Querkommissur reichen. Schließlich seien noch zwei weitere Fibrillenzüge erwähnt, die, wie Textfig. 28 zeigt, etwa da entspringen, wo die Hauptquerkommissur endigt, und schräg nach oben verstreichen. Deutlich läßt sich auf frontalen Schnitten von Lanceola wie Vibilia nachweisen, daß diese beiden Züge in den ganglösen Rindenbelag dort eintreten, wo die größten der paarigen Riesenzellengruppen liegen.

Was nun die Lager von „Punktsubstanz“ anbetrifft, so konnte ich für Lanceola als auch für Vibilia je sieben nachweisen; eines davon war unpaar, die übrigen paarig angeordnet. In Textfig. 29 sind diese „Lager“, wie sich auf Frontalschnitten die Verhältnisse präsentieren, dargestellt. Wie ersichtlich liegt das einzige unpaare „Marklager“ von mittlerer Größe direkt im zentralen Teil des Gehirns. Die vier gewaltigsten Lager finden sich in den beiden dorsalen Scheitelfortsätzen und in der verlängerten Rich-

tung der zwei untersten Querkommissuren. Die zwei letzten und kleinsten „Marklager“, die ich festzustellen vermochte, sind sehr weit mundwärts verlagert: sie liegen an der inneren Seite der Hemisphären.

c) Schlundkommissur.

Es sei noch kurz auf die Schlundkommissur, die das Hirn mit dem Unterschlundganglion verbindet, eingegangen. Wie Textfig. 13 erkennen läßt, handelt es sich um zwei ganz gewaltig ausgebildete Nervenstränge, die an ihrem peripheren Teil, entsprechend den Verhältnissen am primären Hirnganglion, einen Belag von Rindenzellen aufweisen, während ihre zentrale Partie von Fibrillärsubstanz erfüllt ist. Was nun den Verlauf dieser Fibrillen anbelangt, so hat Claus für Phronima nachgewiesen, daß sie zum großen Teil in die Ganglienzellen der „hutförmigen Hinterlappen“, die er als Sitz der Empfindung und Willenserregung



Textfig. 31. Textfig. 32.



Textfig. 31 u. 32. Vibilia arm. Sagittalschnitt durchs Gehirn.

betrachtet, einstrahlen. Ich konnte für Vibilia und Lanceola so viel feststellen, daß bei ihnen die Faserzüge der Schlundkommissur zum weitaus größten Teil medianwärts in das Hirn verlaufen, wo sie sich dann nicht weiter verfolgen ließen, zum bei weitem geringeren Teil aber in den ganglиösen Belag der am meisten mundwärts gelegenen Hirnpartien verstreichen (Textfig. 25). In schräger, steiler Richtung verläuft die Schlundkommissur abwärts nach hinten, wobei bei Lanceola von ihr etwa in der Mitte zwischen Ober-

und Unterschlundganglion auf der Innenseite noch beiderseits ein nicht zu kräftiger Nerv abzweigt (Textfig. 13), welcher abwärts verläuft und die Mundregion innerviert. Wir werden sehen, daß die Innervierung dieser Partien bei Vibilia, deren Schlundkommissur in den Textfig. 31 und 32 dargestellt ist, vom Unterschlundganglion ausgeht.

3. Rhabdosoma und Oxycephalus.

a) Äußere Gestalt und Nerven des Hirns.

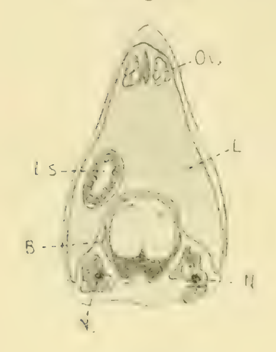
Auch für Rhabdosoma und Oxycephalus mögen einige allgemeine, orientierende Bemerkungen über Form und äußere Gestalt des Gehirns der Mitteilung von den histologischen Ergebnissen vorausgeschickt sein. Wie uns die Textfig. 6—9 lehren, liegen die Hirne bei beiden Oxycephaliden in der Verlängerung der Schlundkommissur, die ihrerseits wiederum mit der ganzen Bauchganglienkette eine Gerade bildet. Nach der Vereinigung beider Kommissuren läßt sich eine Anschwellung der Nervenmasse konstatieren, die jedoch bald wieder abnimmt und einer starken Einschnürung Platz macht. Auf diese folgt eine zweite, ungleich mächtigere Vorwölbung. An seinem rostral gelegenem Ende spaltet sich das Gehirn in zwei Lappen, die langgestreckten, gewaltigen, den enorm entwickelten Augen entsprechenden optischen Ganglien. Diese spreizen bei Oxycephalus weit auseinander, bei Rhabdosoma dagegen sind sie nur auf Frontalschnitten nachzuweisen, während es bei in toto betrachteten Exemplaren den Anschein hat, als ob das Hirn bis auf seine äußerste Spitze, die leicht auseinandergebogen ist, eine kompakte, ungeteilte Masse bilde. In der Tat liegen bei Rhabdosoma beide Augenganglien so nahe aneinander, daß sie nur durch eine äußerst dünne Lamelle getrennt sind und am deutlichsten noch durch die Anordnung des Rindenbelages als zweigeteilt erkannt werden können.

Auf der Innenseite der Ganglien liegen bei Oxycephalus die paarigen, statischen Organe, die bei Rhabdosoma von einer weiter kaudalwärts gelegenen Hirnpartie ihren Ursprung nehmen. Doch davon später.

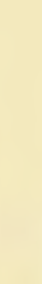
Die äußere Gestalt des Hirns ist durch die langgestreckte Form des verhältnismäßig sehr dünnen Kopfes bedingt. Alle seine Teile, das eigentliche Hirn, die Augenganglien, Schlundkommissur und die zu den Antennae superiores führenden Nerven sind, insbesondere bei Rhabdosoma, ganz abnorm verlängert.

Während sich bei Oxycephalus Hirnhemisphären wie optische Ganglien im Querschnitt als ovale Gebilde präsentieren (Textfig. 33—36), zeigen sich bei Rhabdosoma die Augenganglien zwar von gleicher oder wenigstens ähnlicher Gestalt, die Hemisphären weisen dagegen eine ganz andere Form auf: die Seiten des Hirns sind abgeplattet, ja sogar leicht eingebuchtet, wie Textfig. 37 zeigt. Dabei sind die dorsal gelegenen, vorgewölbten Lobi des Gehirns, die wir bei Oxycephalus nur wenig ausgebuchtet und

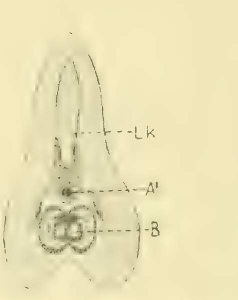
Textfig. 33.



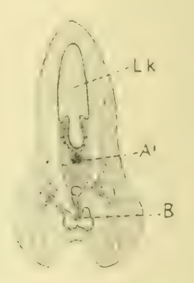
Textfig. 34.



Textfig. 35.

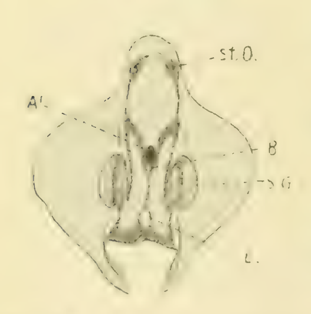


Textfig. 36.



Textfig. 33—36. Vertikalschnitte durch den Kopf von Oxycephalus.

abgerundet sehen, bei Rhabdosoma im Zusammenhang mit den statischen Organen und dem zu diesen führenden Nervenpaar, spitz ausgezogen, zwischen sich eine tief in die Hirnmasse einschneidende Rinne lassend. Dadurch wird dem Gehirn ein fast eckiges, klammerförmiges Aussehen verliehen.



Textfig. 37. Vertikalschnitt durch das Gehirn von Rhabdosoma.

Was den Belag mit gangliöser Rindensubstanz anbelangt, so finden wir bei den Oxycephaliden im großen und ganzen die gleichen oder doch nur wenig modifizierte Verhältnisse wie bei Vibilia und Lanceola. Auch hier sind es lediglich die peripheren

Partien, in denen wir — bisweilen allerdings in geradezu erstaunlicher Anhäufung — die gangliösen Zellen finden. Besonders reich damit versehen sind namentlich die ventralen und dorsalen Teile des Gehirns, und hier wiederum ihre rostral und kaudal gelegenen Enden; dagegen sind die nach außen gerichteten Seiten der Hemisphären sowohl, wie auch der Augenganglien, fast frei von Zellen gangliöser Natur, oder doch zum mindesten nur ganz spärlich mit ihnen versehen. Schließlich finden sich noch, z. T. recht mächtige, Lager von Ganglienrindenzellen zwischen den beiden Augenganglien. Wie schon bei Vibilia und Lanceola, so werden auch bei den Oxycephaliden die CLAUSschen Befunde an Phronima bestätigt: der zentrale Teil der beiden Hirnhälften ist vollkommen frei von Ganglienzellen. Die wenigen im Innern des Hirns gelegenen Kerne dokumentieren schon durch Größe und Gestalt, daß sie bindegewebiger Natur sind.

Natürlich ist auch das Oxycephalidenhirn von einer schützenden Bindegewebsscheide umgeben, die sich besonders bei Rhabdosoma auf Vertikalschnitten durch denjenigen Teil des Hirns, wo die zum statischen Organ führenden Nerven abzweigen, nachweisen läßt. Hier sieht man deutlich, wie sich der bindegewebige Überzug leicht vom Hirn abhebt. Fasern dieser Bindegewebshülle fixieren bei Rhabdosoma das Hirn am Kopfintegument, wie wir dies schon bei Vibilia und Lanceola beobachten konnten. Bei Oxycephalus jedoch wird ein derartiges Verhalten durch die eigentümlichen Verhältnisse ausgeschlossen: der ganze dorsale Teil des Kopfes wird hier von Blutgefäßen, resp. von Lakunen in Anspruch genommen, die eine Verbindung zwischen Schädeldach und Gehirn ausschließen.

Während über die Innervierung der Augen und des statischen Organs später berichtet werden soll, müssen an dieser Stelle über die zu den Antennae superiores führenden Nerven einige Bemerkungen gemacht werden. Die Tatsachen, auf die wir hierbei stoßen, sind wahrlich eigenartig genug, um eine eingehende Schilderung gerechtfertigt erscheinen zu lassen. Vorausgeschickt sei, daß hierbei die Verhältnisse bei Rhabdosomen und Oxycephalen im Prinzip die gleichen sind und nur durch das bereits erwähnte Auftreten der Blutlakunen bei letzteren einige geringfügige Modifikationen erfahren.

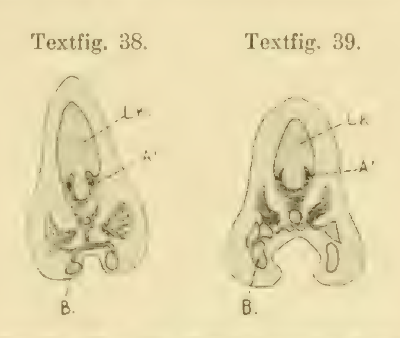
Was die Ursprungsstelle der Antennennerven anbelangt, so findet sich diese in einem sehr weit kaudalwärts gelegenen Teile des Gehirns. Um etwas präzisere Angaben zu machen, seien

folgende Zahlenwerte angeführt: Die Länge der beiden Hirnhemisphären, gerechnet von der Verschmelzung der Schlundkommissur bis zur Teilung in die zwei optischen Ganglien betrug bei einem von mir geschnittenen Rhabdosoma-♀ 900 μ, bei einem Oxycephalus-♀ 930 μ. Die Ursprungsstellen der Antennennerven ließen sich nun im ersteren Falle in einer Entfernung von 240 μ, im zweiten Falle in einer Entfernung von 220 μ von der Verschmelzungsstelle der Schlundkommissuren feststellen: d. h., etwa im zweiten Fünftel der Gesamtlänge des Gehirns. Die Nerven nehmen ihren Ursprung aus der am weitesten ventralwärts gelegenen Hirnpartie, und zwar je ein Nerv aus den beiden Hälften des Gehirns. Bald nach seinem Entstehen sondert sich das Nervenpaar immer mehr von der eigentlichen Hirnmasse ab, was auch durch die zwischen beide tretenden gangliösen Rindenzellen zum Ausdruck kommt (Textfig. 34). Allmählich rücken nun nach dem Rostrum hin die zwei Nervenfäden, eng nebeneinander liegend, und umgeben von einer dünnen Bindegewebsscheide, zwischen den beiden Hemisphären weiter der dorsalen Seite zu, wobei sie sich ganz deutlich von der Fibrillärsubstanz des Hirns abheben. Bei Rhabdosoma verschmelzen beide Nervenfäden kurz nach ihrem Entstehen miteinander, bei Oxycephalus dagegen findet die Verschmelzung erst statt, nachdem beide Nervenstränge auf der dorsalen Seite des Gehirns angelangt sind. Die vereinten Nerven verlaufen bei Rhabdosoma zwischen den beiden, mächtig entwickelten Augen zu den Antennae superiores; kurz vor dem Ziele erfolgt wieder eine Teilung in zwei Äste, von denen je einer in die beiden kräftigen, mit unzähligen Sinneshärchen besetzten Vorderantennen eintritt. Auch bei Oxycephalus zieht der verschmolzene, sehr kräftige Nervenstrang ein Stück median nach vorn, umgeben von einer eigenartigen, becherförmigen, mit Blutgefäßen durchsetzten Bindegewebsmasse, die reich an Drüsen zu sein scheint. Bald jedoch teilt er sich wieder — viel früher als bei Rhabdosoma — und die beiden Nervenäste verlaufen nach oben, immer noch von Bindegewebe umgeben. Inzwischen haben sich in das mächtige, zentrale Blutgefäßrohr, das wir später noch kennen lernen werden, zwei tiefe Buchten eingestülpt, in welche die zwei Nervenäste eintreten — auf drei Seiten von ernährender Blutflüssigkeit umgeben (Textfig. 38, 39). In diesen Einstülpungen verlaufen die Nervenfäden bis kurz vor ihren Eintritt in die Antennae superiores, die ja auch bei den Oxycephalen mit äußerst zahlreichen, feinen Sinneshärchen besetzt sind.

b) Histologie.

Es läßt sich neben den Bindegewebszellen und den Zellen nervöser Natur (Rindenbelagszellen mit sog. Riesenganglienzellen). in den Augenganglien eine Art von Zellkernen feststellen, die bei Lanceola nicht nachzuweisen sind, dagegen sich auch bei Vibilia vorfinden, wie wir sehen werden. Auch CLAUS hat dieselben Elemente in den optischen Ganglien von Phronima gefunden und folgendermaßen charakterisiert: „Eine besondere Formation sehr kleiner granulierter Nervenzellen, wie sie an den Bauchganglien vermißt werden, gehört dem Augenganglion an, welches vornehmlich an seiner oberen Fläche bis auf ein halbmondförmiges Feld über dem medialen Teile des inneren Marklagers von einem ziemlich dichten Belag dieser kleinen Nervenzellen bedeckt wird."

Textfig. 38. Textfig. 39.



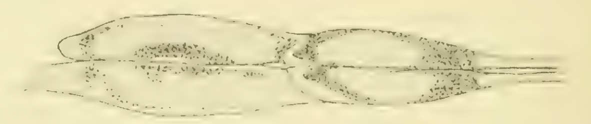
Textfig. 38 u. 39. Vertikalschnitte durch den Kopf von Oxycephalus.

Bei Rhabdosoma besteht der Unterschied zwischen diesen granulierten, direkt unter den mosaikartigen Sehstäbchen gelegenen Kernen und den ganglösen Rindenbelagszellen weniger in der geringeren Größe der ersteren — sie sind etwa gleich groß — als vielmehr in ihrer stark abweichenden Form. Denn während die Rindenbelagszellen, wie schon erwähnt, rund sind, weisen die „granulierten" Zellen eine fast spindelförmige, zum mindesten lang-ovale Gestalt auf. Bei Oxycephalus finden sich an derselben Stelle im Augenganglion die gleichen, eben beschriebenen Kerne, nur daß sie hier besonders stark granuliert und so mächtig sind, daß sie die Rindenbelagszellen um mindestens die Hälfte übertreffen, dafür ist ihre Zahl hier nicht so groß wie bei Rhabdosoma, wogegen die Form dieselbe ist.

Da sich einerseits drei von den daraufhin untersuchten Amphipodenformen (Phronima, Rhabdosoma, Oxycephalus), bei denen sich diese granulierten, spindelförmigen Kerne in den Augenganglien vorfinden, durch die Größe ihrer Augen auszeichnen, und auch die vierte Form (Vibilia) immerhin noch einigermaßen entwickelte Augen hat, andererseits die Kerne bei

Lanceola mit ihren rudimentären Augen fehlen, wäre vielleicht die Vermutung, daß das Vorhandensein der „granulierten“ Kerne in irgendwelcher Beziehung zur Ausbildung der Sehorgane stünde, nicht einfach von der Hand zu weisen.

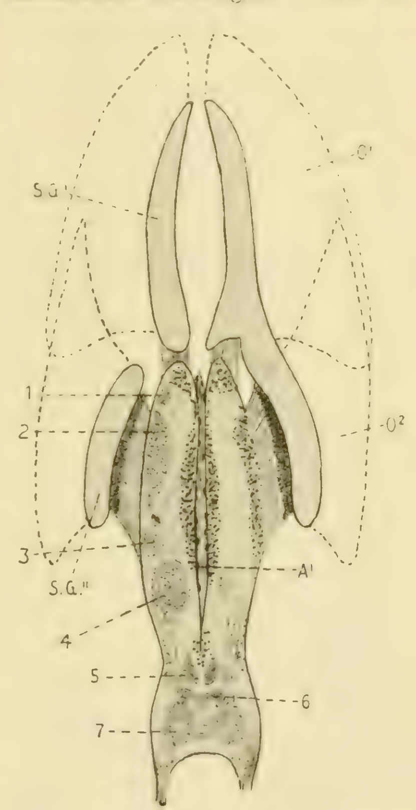
Der bei weitem größte Teil der ganglиösen Rindenbelagszellen entfällt auf die beiden Augenganglien, an deren inneren, einander zugewendeten Seiten sie sich zu besonders mächtigen, langgestreckten Lagern gehäuft haben. Auch die rostral gelegenen Enden der optischen Ganglien sind überaus reichlich mit Rindenbelagszellen versehen. Demgegenüber muß es auffallen, daß die beiden Hemisphären des primären Hirns einen relativ nur geringen Belag von Ganglienzellen aufweisen. Am stärksten ist dieser noch an den Austrittsstellen der beiden Schlundkommissuren, doch bedeckt er auch hier nur in wenigen Schichten die Oberfläche des Hirns, während sich der Zellenbelag zwischen den beiden Augenganglien in einer Mächtigkeit bis zu 18 übereinander



Textfig. 40. Frontalschnitt durch das Hirn von Rhabdosoma.

gelagerten Schichten nachweisen läßt. Auch an den Stellen, wo sich die beiden Augenganglien abzweigen, weist das primäre Hirn einen etwas stärkeren Belag von Rindenzellen auf. Die Textfig. 40 u. 41 zeigen die Verhältnisse zwischen den Rindenbelagszellen der Augenganglien einerseits und des primären Hirns andererseits. Textfig. 40 ist nach einem mehr oberflächlichen Schnitt gezeichnet und läßt die gangliösen Zellen an den eben beschriebenen beiden Enden der primären Hemisphären erkennen, während bei der anderen, nach einem direkt durch die zentralen Partien des Gehirns geführten Schnitt entworfenen Zeichnung der Mangel gangliöser Zellen im Hirn gegenüber dem reichen Rindenzellenbelag der optischen Ganglien schon bei flüchtiger Betrachtung auffallen muß. Der in der Textfig. 41 sichtbare, zwischen den Augenganglien liegende Nervenfaden ist der zu den Antennae superiores führende, im Längsschnitt getroffene Nerv. Deutlich läßt sich die ihn umkleidende, kernhaltige Bindegewebsscheide beobachten. Ich betonte schon, daß die seitlichen Außenpartien des Gehirns gar keinen, oder doch nur einen ganz spärlichen Belag von

Ganglienzellen aufweisen. Während nun an diesen Stellen die Fibrillenmasse des primären Hirns sich bis an die bindegewebige Scheide erstreckt, ist sie bei den Augenganglien noch durch das dicke, bis zu sechs Schichten starke Polster der schon oben beschriebenen „granulierten" Zellkerne von der Gehirnscheide getrennt. Nur an einer Stelle erlangt der Rindenzellenbelag des primären Hirns, der sich, wie schon angedeutet, in der Hauptsache auf den dorsalen und ventralen, eingebuchteten Teil des Hemisphärenpaares beschränkt, eine ansehnliche Mächtigkeit. Das ist an der Stelle der Fall, wo der zu den Antennae superiores führende Nerv, dessen Ursprung und Verlauf bereits beschrieben worden ist, aus dem ventralen Teil des Gehirns hervorgeht. Auch an der Ursprungsstelle der zu den beiden statischen Organen führenden Nerven werden wir später ein gleiches Anschwellen der Masse ganglióser Rindenbelagszellen konstatieren können.



Textfig. 41. Rhabdosoma. Frontalschnitt durchs Gehirn mit Augenganglien.

Ähnliche Verhältnisse in der Verteilung und Anordnung der Rindenzellen finden sich auch am Gehirn von Oxycephalus. Was das primäre Hirn anbelangt, so sehen wir auch hier die Ganglienzellen namentlich auf die ventrale und dorsale Fläche verteilt, wobei, wie bei Rhabdosoma, die kaudalen und rostralen Enden des Gehirns, d. h. die Partien um die Ansatzstellen der Augenganglien und um die Austrittsstelle der Schlundkommissur, bevorzugt sind. Auch an den Ursprungsstellen des zu den vorderen Antennen führenden Nervenpaares zeigen sich, analog den Verhältnissen bei Rhabdosoma, bedeutendere Anhäufungen von gangliösen Zellen. Am rostralen Ende, wo die Spitzen der beiden Hemisphären etwas

seitlich auseinandergebogen sind, dringt der ganglöse Rindenbelag, wie die Textfig. 35 und 37 dartun, zwischen die Hirnhälften ein, dorsale und ventrale Ganglienmasse durch einen schmalen Streifen verbindend. Auch das ist nur eine Rekapitulation der Verhältnisse bei Rhabdosoma.

Dagegen tritt, was die Verteilung der Ganglienzellen in den Augenganglien anbelangt, eine kleine Modifikation ein. Diese wird dadurch bedingt, daß die Augenganglien von Oxycephalus nicht, wie dies bei Rhabdosoma der Fall ist, einen mehr oder weniger kreisrunden Querschnitt aufweisen, sondern einen halbmondähnlich geformten (Textfig. 36). Der zwischen beiden Ganglien gelegene runde Zwischenraum wird, wie wir später sehen werden, von Blutgefäßen erfüllt. Um diesen Zwischenraum liegen nun, und zwar besonders dicht auch hier wieder ober- und unterhalb desselben, die gangliösen Rindenzellen. Es ist also der zentrale Teil der optischen Ganglien nicht, wie bei Rhabdosoma, von fibrillärer Masse und eingedrungenen Rindenbelagszellen erfüllt, sondern wird von zwei nebeneinander gelegenen Blutgefäßen in Anspruch genommen. Das Blutgefäß, dem wir im Hirn von Rhabdosoma begegnen werden, ist nicht so groß wie das zwischen den Hirnhemisphären von Oxycephalus verlaufende und beeinflußt die Gestalt des Gehirns durchaus nicht. Ein in frontaler Richtung durch die Mitte des Hirns von Oxycephalus geführter Schnitt wird daher nicht, wie man das an Textfig. 40 an einem in gleicher Richtung durch ein Rhabdosomahirn geführten Schnitt sehen kann, die beiden Augenganglien dicht nebeneinander und nur durch zwei zarte Bindegewebslamellen getrennt zeigen. Vielmehr wird auf die, allerdings auch hier nicht weit auseinander gelegenen Bindegewebsscheiden nach beiden Seiten hin ein größerer Hohlraum, zum großen Teil von je einem Blutgefäß ausgefüllt, folgen, ehe man auf die Schichten gangliösen Rindenbelags stößt, die wir bei Rhabdosoma dicht nebeneinander liegen sahen.

Die paarigen Gruppen von bedeutend vergrößerten Ganglienzellen, die bei Phronima, wie auch bei Lanceola in der Sechszahl auftreten, finden wir bei den Oxycephaliden ebenfalls wieder. Auch hierbei mögen zuerst wieder die Verhältnisse, wie wir sie bei Rhabdosoma finden, charakterisiert sein, bevor auf die Riesenzellgruppen bei Oxycephalus eingegangen werden soll.

Es sei gleich vorausgeschickt, daß wir bei Rhabdosoma ebenfalls sechs, zu drei Paaren angeordnete derartige Gruppen nach-

weisen können. Diese stellen jedoch, abgesehen vielleicht von den zwischen primären Hirnganglion und Augenganglien gelegenen Gruppen, nicht so abgegrenzte und in sich abgeschlossene „Lager" dar, wie dies bei Lanceola oder Phronima der Fall ist. Vielmehr handelt es sich bei Rhabdosoma um größere Hirnkomplexe, in denen Riesenganglienzellen, untermischt mit gewöhnlichen Rindenbelagszellen, vorkommen. So sind namentlich die im folgenden an zweiter Stelle beschriebenen Riesenzellen im dorsalen Rindenbelag des Gehirns über eine große Strecke verstreut.

Eine erste, größere Gruppe von Riesenzellen läßt sich kurz nach Vereinigung der beiden Schlundkommissuren im seitlich-ventralen Teil des primären Hirnganglions konstatieren, und zwar an der Ursprungsstelle des ersten Antennennervenpaares. Diese Riesenganglienzellen, die an einer Stelle auftreten, wo sich der Antennennerv nur eben erst aus der umgebenden Fibrillensubstanz herauszudifferenzieren beginnt, und ihn zu beiden Seiten eine Strecke weit begleiten, treten in ganz geringer Zahl auf, so daß die Bezeichnung „Lager" cum grano salis zu verstehen ist. Gleichzeitig lassen sich nun an den durch diese Gegend des Rhabdosomahirns geführten Vertikalschnitten Lager von Rindenzellen im dorsalen Rindenbelag des Gehirns feststellen, die sowohl durch die Zahl der Ganglienzellen, als auch besonders durch deren tatsächlich riesige Größe frappieren. Sie erreichen etwa das zwei- bis dreifache der Riesenzellen am Ursprung der Antennennerven. Ein weiteres, mittelgroßes Lager riesiger Ganglienzellen läßt sich im rostralen Hirnteil an der Ansatzstelle der Augenganglien nachweisen. Dagegen war es nicht möglich, in den Augenganglien selbst auch nur Andeutungen von Riesenzellen zu konstatieren. Ich weiß sehr wohl, daß diese Feststellung von den Clausschen Befunden bei Phronima abweicht. Claus hat nämlich, wenn auch nur in ganz geringer Zahl, in dem an das primäre Hirn angrenzenden Teil des Augenganglions Riesenzellen nachweisen können. Er schreibt: „Endlich kommen Gruppen größerer Nervenzellen an der medialen Grenze des Augenganglions . . . vor."

Die Lage der drei Gruppenpaare von bedeutend vergrößerten Ganglienzellen bei Rhabdosoma weist mit der Anordnung der Riesenzellenlager bei Lanceola eine unverkennbare Übereinstimmung auf: In beiden Fällen finden sich paarweise angeordnete Riesenzellengruppen an den Austrittsstellen der Schlundkommissuren, an der Ursprungsstelle der vorderen Antennennerven und in der Nähe des zu den Augen leitenden Nervenbahnen.

Hier sei eingeschaltet, daß die Untersuchungen am Hirn von Oxycephalus genau die gleiche Verteilung der drei vorhandenen, nachweisbaren Paare von Riesenzellenlagern, wie bei Rhabdosoma, ergeben haben. Auch bei Oxycephalus zeichnen sich die im dorsalen Rindenbelag des Hirns auftretenden Riesenzellen durch ihre ganz enorme Größe aus. An den gleichen Stellen, wo ich für Rhabdosoma und Oxycephalus Gruppen von Riesenzellen antraf, hat auch CLAUS solche bei Phronima nachgewiesen; allerdings auch noch kleinere Lager an anderen Hirnpartien. Da sämtliche drei Riesenzellenanlagen sich an Stellen fanden, wo Nervenfaserzüge zu Sinnesorganen, wie Augen und Antennen, oder zu anderen Nervenzentren, wie dem Unterschlundganglion, abzweigen, so liegt der Gedanke nahe, beides als in gewissen Beziehungen zueinander stehend zu betrachten.

Als letzter Abschnitt des Kapitels über das zentrale Nervensystem der Oxycephaliden ist nun noch der fibrilläre Teil des Hirns, wie er sich uns in den „Lagern molekularer Punktsubstanz" und in den Fibrillenzügen darbietet, zu betrachten. Dabei fällt schon bei flüchtiger Beobachtung die mächtige Ausdehnung der „Punktsubstanz" auf. Gewaltige Lager dieser Substanz, viel ausgedehnter als wir sie bei Lanceola und Vibilia fanden, bemerken wir im primären Hirnabschnitt von Rhabdosoma sowohl, wie auch in den beiden Augenganglien. In Textfig. 41, einem Frontalschnitt durch das Gehirn und die optischen Ganglien von Rhabdosoma, ist die Verteilung der „Punktsubstanz" angegeben. Der Schnitt, der durch einen fast medianen, ein wenig dorsalwärts liegenden Teil der Nervenmasse geführt ist, läßt in den Augenganglien je vier Paare von Lagern erkennen. Auf Grund weiter medianwärts geführter Schnitte läßt sich feststellen, daß die in Textfig. 41 mit 3 und 4 bezeichneten Gruppen von „Punktsubstanz" nicht selbständige Lager sind, sondern in den tieferen Schichten des Gehirns miteinander kommunizieren, und nur zwei Vorwölbungen desselben Lagers darstellen.

Deutlich kann man erkennen, wie aus den einzelnen Lagern Nervenzüge ihren Austritt nehmen, um später in eine andere Gruppe überzutreten: Die Lager von „Punktsubstanz" stehen also miteinander in Verbindung.

Auch im primären Hirnganglion können wir eine Reihe von „Punktsubstanzlagern" feststellen, wenn sie auch nicht so deutlich und scharf umgrenzt sind wie die der Augenganglien. Vorerst sind zwei sehr kleine, an der Abzweigungsstelle der optischen

Ganglien gelegene derartige Gruppen zu registrieren. In Textfig. 41 sind sie mit 5 bezeichnet. Diesen beiden vorgelagert findet sich eine unpaare Gruppe, die nicht wesentlich größer ist als die eben erwähnten Lager und beiden Hemisphären zur Hälfte angehört. Schließlich sind noch zwei mächtig entwickelte, alle übrigen an Größe übertreffende „Punktsubstanzlager" zu erwähnen, die fast den ganzen, kaudalwärts gelegenen, zentralen Teil der Hirnhälften für sich in Anspruch nehmen. Wir können also für Rhabdosoma 11 Lager von „Punktsubstanz" konstatieren, von denen sechs, paarig geordnet, auf die beiden Augenganglien entfallen, während dem primären Hirn fünf zukommen, wovon eins unpaar gelegen ist. Auch CLAUS hat für Phronima 11 derartige Lager feststellen können, von denen ebenfalls sechs auf die Augenganglien kommen. Natürlich sind sie, entsprechend dem ganz verschiedenartigen Bau der Gehirne bei Phronima anders angeordnet als bei Rhabdosoma. Bemerkt muß jedoch werden, daß sich in beiden Fällen an den Ursprungsstellen der vorderen Antennennerven molekulare Punktsubstanz hat nachweisen lassen (Textfig. 30 und 41).

Bei Oxycephalus sind die gewaltigen, zentral in den Hemisphären liegenden Lager ganz besonders ausgebildet und sehr weit in den zentralen Teil des Gehirns verlagert. Die übrigen drei „Punktsubstanzlager", die wir im Gehirn der Rhabdosomen fanden, lassen sich an den gleichen Stellen bei Oxycephalus nachweisen. Auch was die Verteilung und Größe dieser „Lager" in den Augenganglien betrifft, so können die Verhältnisse bei Oxycephalus als fast identisch mit den bei Rhabdosoma beschriebenen bezeichnet werden. Nur durch die etwas veränderte Lage, die zum Teil durch das Auftreten von starken Blutgefäßen und die dadurch veranlaßte Änderung der äußeren Gestalt der optischen Ganglien hervorgerufen worden ist, können geringfügige Unterschiede zwischen beiden Oxycephaliden bezüglich ihrer „Punktsubstanzlager" konstatiert werden. Da sich diese Unterschiede, wie gesagt, nur auf die Lage beschränken, ist ihnen wohl kaum Bedeutung beizumessen. Während sich bei Rhabdosoma die Gruppen von „Punktsubstanz" direkt in der Mitte der im Querschnitt kreisrunden Augenganglien finden, sind sie bei Oxycephalus in die unteren Hörner der halbmondförmgen Ganglien verlagert, also sehr weit ventral gelegen. Diese ventrale Lagerung geht sogar so weit, daß sich die „Lager" nicht in der Mitte der unteren Hörner, sondern an deren unteren Rand, direkt unter der Bindegewebsscheide des Hirns befinden. Nach dem rostralen Ende der

Augenganglien zu ziehen sich die Punktsubstanzlager etwas an den äußeren Seiten nach oben.

Zuletzt muß nun noch einiges über die Züge der äußerst feinen Nervenfibrillen gesagt werden. Dabei ist leider auch hier wieder, wie schon für Lanceola und Vibilia, zu erwähnen, daß die überaus zarte Struktur des Hirns beim Fang der Tiere in Netzen oder durch irgendwelche anderen mechanischen Einwirkungen zu stark in Mitleidenschaft gezogen war, als daß sich auch nur annähernd so ins Einzelne gehende Feststellungen hätten erheben lassen, wie es Claus für die ihm jederzeit lebend zugängigen Phronimiden getan hat. Dieser Forscher gibt ja selbst an, daß er seine Beobachtungen zumeist an aufgehellten Gehirnen bzw. Ganglien gemacht und nur wenig nach Schnitten gearbeitet hat. Mir war das leider wegen der sehr geringen Durchsichtigkeit unmöglich. Jedoch ließen sich auch für die Oxycephaliden wenigstens die wesentlichsten Fibrillenzüge feststellen. Daß sich auch im Verlauf der Nervenfibrillen des Hirns Rhabdosoma und Oxycephalus sehr ähneln, war wohl von vornherein zu erwarten.

Die beiden Hemisphären sind durch mächtige Fibrillenbänder miteinander verbunden; diese sind besonders im zentralen Teil des Gehirns mächtig ausgebildet, fehlen aber auch den mehr dorsal und ventral gelegenen Schichten keineswegs. Die einzelnen Fibrillen lassen sich durch das ganze Gehirn verfolgen und verlaufen an dessen äußeren Seiten zwischen den hin und wieder auftretenden Kernen ganglioser Natur. Die in den beiden Schlundkommissuren enthaltenen Nervenfibrillen breiten sich bei ihrem Eintritt in das Gehirn fächerförmig nach allen Seiten aus. Analog den Verhältnissen bei Lanceola und Vibilia tritt auch hier der eine Teil an die peripheren Hirnpartien heran, zwischen dem gangliösen Rindenbelag verlaufend, der weitaus größere Teil zieht jedoch in mehreren, scharf voneinander abgegrenzten Bändern nach dem medianen Teil des Gehirns und strahlt hier — auf Frontalschnitten sehr schön sichtbar — in die beiden gewaltigen Lager von „Marksubstanz" ein (Textfig. 41). Nachdem sie sich zwischen der äußerst feinen Substanz verschlungen und verbogen haben, wie das bereits beschrieben ist, treten sie als mächtige Bänder am rostralen Ende der „Punktsubstanzlager" wieder heraus und laufen, einzelne Fibrillen in die übrigen „Marklager" des primären Hirnganglions entsendend, den Augenganglien zu. Ein Teil der Schlundkommissuren-Nervenfibrillen tritt augenscheinlich in die zu den Antennae superiores führenden Nerven ein. Die in die Augenganglien ein-

tretenden Nervenfäden passieren nacheinander die verschiedenen „Marklager" — einzelne Fibrillen laufen auch neben diesen weg — sie so untereinander verbindend. Aus dem letzten, in Textfig. 41 mit 1 bezeichneten „Marklager" treten dann die Fibrillen in den, an dieser Stelle besonders mächtig ausgebildeten gangliösen Rindenbelag ein. Was die in die Nerven der statischen Organe eintretenden Fibrillärzüge anbetrifft, so sei auf später verwiesen.

c) Schlundkommissur.

Die Schlundkommissuren verbinden, ganz dicht nebeneinander liegend, Hirn und Unterschlundganglion. Umschlossen sind die beiden mächtigen Stränge von einer kräftigen, reichlich mit Kernen versehenen Bindegewebsscheide. Die peripher gelagerten Zellkerne gangliöser Natur, die sich bei Lanceola und Vibilia vorfanden, sind in den Schlundkommissuren der Oxycephaliden nur in geringer Zahl vorhanden, wenn man von den Rindenzellen an der Eintrittsstelle ins Gehirn absieht.

Von den Schlundkommissuren zweigt bei Rhabdosoma ein Nervenpaar ab und verläuft in dorsaler Richtung an die Peripherie des Kopfes. Hier liegt, direkt unter der Chitinschicht, eine Gruppe von verhältnismäßig kleinen, mit sehr stark färbbaren Kernen ausgerüsteten Zellen, in die der kräftige Nerv einmündet. Welche Bedeutung diesem eigentümlichen Organ beizumessen ist, vermag ich nicht zu entscheiden. Kurz hinter dem eben beschriebenen Nervenpaar entspringt ein zweites auf der Ventralseite der Kommissuren. Es ist bedeutend schwächer und verläuft nach unten, dabei ein wenig kaudale Richtung nehmend und an die zwei kräftigen Blutgefäße herantretend. Die Nerven, welche die Mundgliedmaßen innervieren, und die wir bereits bei Phronima und Lanceola in die Kommissuren heraufgerückt fanden, nehmen auch bei Rhabdosoma ihren Ursprung von der Schlundkommissur, allerdings ganz kurz vor deren Einstrahlen in das Unterschlundganglion, nämlich von der Stelle aus, wo sich die Kommissur in einem fast R nach oben biegt. Bei Oxycephalus entspringt der ventralen Seite, kurz vor der Vereinigung der Kommissuren zum Gehirn, ein ganz gewaltiges Nervenpaar, das in schräger Richtung nach unten verstreicht. Nach kurzer Zeit biegt es um und verläuft beiderseits parallel den Kommissuren nach vorn zu (Textfig. 6), eingebettet in das anscheinend an Drüsen sehr reiche Gewebe, in dem wir schon die vorderen Antennennerven verlaufen sahen. In diesem Gewebe können wir die zwei Nerven bis sehr weit nach

vorn — ein ganzes Stück bis über den vorderen Teil der Augenganglien — verfolgen, ohne daß jedoch festzustellen war, ob sie irgendein besonderes Sinnesorgan innervieren. Schließlich ist noch zu bemerken, daß auch bei Oxycephalus die Innervierung der Mundpartien ihren Ursprung von der Kommissur aus nimmt. Ein kurzer aber sehr kräftiger Nerv entspringt dem ventralen Teil der Innenseite der Schlundkommissur, um direkt in die Mundregion einzustrahlen.

B. Bauchganglienkette.

1. Allgemeines.

Was die Zahl und Anordnung der Bauchganglien anbetrifft, so kann im allgemeinen wohl der Satz gelten, daß sie der Segmentierung des Körpers entsprechen. Wenn dies nun auch oft zutrifft, so gibt es doch eine große Anzahl von Ausnahmen, namentlich betreffs der Mittelleibsganglien, die oft in größerer Zahl verschmolzen oder wenigstens so nahe aneinander gerückt sind, daß von einer „den Segmenten entsprechenden Anordung" kaum noch die Rede sein kann. GERSTAECKER[9]) gibt als das reguläre Verhalten die Zahl der Ganglien, die wir bei Gammarus finden, an. Dieser besitzt, abgesehen vom Gehirn und Unterschlundganglion, die beide im Kopfe gelegen sind, 11 Bauchganglien, von denen sieben auf die Segmente des Mittelleibes, die übrigen vier auf den Hinterleib kommen. Diese Zahl findet sich nun bei den wenigsten Amphipoden wieder; vielmehr ist sie in den allermeisten Fällen, zum Teil sogar sehr stark reduziert. So finden wir z. B. bei Lanceola, inklusive Gehirn und Unterschlundganglion, nur 12 Ganglien (2:6:4); bei Phronima 11 (2:5:4); 10 Ganglien besitzen Vibilia (2:4:4) und Rhabdosoma (2:5:3), während schließlich Oxycephalus gar nur noch deren 9 (2:4:3) hat. Die Größe der Ganglien variiert natürlich, was infolge der Verschmelzungen leicht verständlich ist. So zeichnen sich fast immer Ober- und Unterschlundganglion durch ihre bedeutende Größe aus, und auch das letzte Hinterleibsganglion, das ja eine größere Anzahl von Segmenten innervieren muß — bei Goplana sind es z. B. die letzten vier Segmente — übertrifft meist die anderen Bauchganglien an Größe.

---

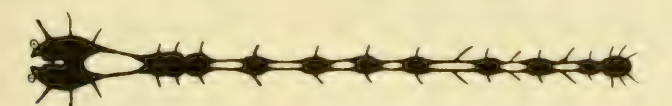
9) „Isopoda. Amphipoda." BRONN, „Klassen des Tierreichs", Bd. V, 2.

Soweit es sich um die dem Bauchmark entspringenden Nerven handelt, können wir zwei Arten unterscheiden: Entweder nehmen diese Nervenäste ihren Ursprung lediglich aus den Ganglien — dies ist z. B. bei Phronima der Fall — oder, und das ist das ursprünglichere Verhalten, sie entspringen auch von den die Ganglien verbindenden Kommissuren. Ein Beispiel hierfür wäre Oxycephalus. Stets ist die Ganglienkette, analog dem Gehirn, von einer glashellen bindegewebigen Schicht umschlossen, die sich der nervösen Substanz nicht fest anschmiegt, sondern ihr, wie wir dies schon am Gehirn von Vibilia und Lanceola sehen konnten, lose anliegt.

Wie bei der Besprechung des Gehirns sollen auch bei der Behandlung des peripheren Nervensystems zuerst Lanceola und Vibilia betrachtet werden. Dabei wird wiederum hin und wieder auf die CLAUSsche Phronimidenarbeit Bezug genommen werden müssen.

2. Lanceola.

Wenn GERSTAECKER schreibt: „Das Gehirn steht dem Unterschlundganglion an Größe nicht merklich voran", so trifft diese



Textfig. 42. Lanceola Cl. Bauchganglienkette.

Behauptung, soweit es sich um Lanceola handelt, nicht zu. Obwohl man auch hier das Unterschlundganglion als ein kräftiges, die übrigen Bauchganglien an Größe jedenfalls weit übertreffendes Nervenzentrum bezeichnen kann, so erreicht es doch nur wenig mehr als ein Drittel der Größe des Gehirns. Auch bei den anderen drei von mir behandelten Amphipoden ist das Verhältnis zwischen der Größe des Hirns und Unterschlundganglions ein ähnliches. Das sei nur beiläufig erwähnt.

Den Befunden über die Seitennerven und der Histologie des peripheren Nervensystems mag eine kurze Beschreibung der Lage und Größe der einzelnen Ganglien vorausgehen. Dabei sei auf die Textfig. 42 verwiesen.

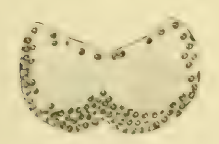
Dem Gehirn, das, wie wir sahen, noch deutlich seine Verschmelzung aus drei mächtigen Ganglienpaaren erkennen läßt, folgt, durch kräftige Kommissuren verbunden, das Unterschlund-

ganglion, welches ebenfalls aus mehreren Ganglien besteht, wie außer seiner Größe auch noch aus anderen, späterhin zu erörternden Faktoren ersichtlich ist. Die sechs Mittelleibsganglien sind nicht regelmäßig verteilt. Das erste, um ein Bedeutendes kleiner als das Unterschlundganglion, aber immerhin noch verhältnismäßig groß, ist ganz dicht an dieses herangerückt, so daß sich zwischen beiden kaum noch die Kommissur erkennen läßt. Dagegen ist das zweite Mittelleibsganglion, das sich vor den übrigen Bauchganglien durch seine ganz besondere Größe auszeichnet, sowohl vom vorhergehenden als auch vom folgenden dritten Mittelleibsganglion durch einen auffallend großen Zwischenraum getrennt. Auf das sehr kleine dritte Ganglion folgen dann in ziemlich gleichmäßigen Intervallen die drei letzten, mittelgroßen Ganglien der Brustregion. Hinter dem letzten Mittelleibsganglion liegt in einiger Entfernung das erste, und hinter diesem in etwa gleicher Distanz das zweite und dritte Hinterleibsganglion. Während dieses den vorhergehenden Ganglien an Größe etwas nachsteht, übertrifft das letzte, vierte Ganglion, alle vorausgehenden um ein ganz Beträchtliches. Wie schon angedeutet, hängt das damit zusammen, daß es nicht, wie die übrigen, nur ein Segment zu innervieren hat, sondern deren drei bis vier. Dieses letzte Ganglion folgt direkt auf das vorhergehende, scheint sogar bei einigen Individuen bereits etwas mit diesem verschmolzen zu sein.

Die Kommissuren, welche die einzelnen Ganglien miteinander verbinden, verschmelzen bei Lanceola nirgends, lassen sich vielmehr bis zum letzten Hinterleibsganglion als zwei kräftige, nebeneinander laufende Stränge unterscheiden. Ihr Bau entspricht dem der Schlundkommissuren. Auch die Nervenstränge der Bauchganglienkette sind von einer Bindegewebsscheide umschlossen, in der sich vereinzelt Kerne nachweisen lassen. Im Innern zieht die — kernfreie — Fibrillärsubstanz, wogegen der periphere Teil reichlich mit Ganglienkernen versorgt ist. Die Längskommissuren zwischen den Thorakalganglien entsenden keine Nervenäste, im Gegensatz zu Vibilia und den Oxycephaliden, wie wir sehen werden. Dagegen finden sich an den Längskommissuren der Abdominalganglien auch bei Lanceola abzweigende Nerven: so entspringt ein besonders kräftiger Nerv an der Außenseite der Kommissuren zwischen dem zweiten und dritten Hinterleibsganglion. Diese Seitennerven der Abdominalkommissuren verlaufen nach hinten und etwas nach unten.

Für Phronima hat CLAUS genau dieselben Verhältnisse festgestellt, nur daß hier der Verlauf der Seitennerven nach oben gerichtet ist: „Aus den Längskommissuren der Thorakalganglien kommen bei Phronima keine Zwischennerven hervor . . . . . Dagegen bemerkt man den Austritt von Seitennerven an den Längskommissuren der Abdominalganglien, und zwar versorgen diese Nerven, dorsalwärts aufsteigend, die Muskulatur der Abdominalsegmente.“

Unterschlundganglion: Auf Sagittalschnitten konstatieren wir, daß dieses Ganglion mit dem folgenden Ganglienpaar verschmolzen ist. Es ist wiederum insbesondere die Verteilung der Ganglienkerne, die diese Feststellung ermöglicht. Textfig. 43 läßt genau erkennen, daß die fibrilläre Partie des Unterschlundganglions durch Ganglienkerne in zwei Teile getrennt ist, die sich somit, im Gegensatz zu sämtlichen anderen Beobachtungen im Innern der Nervenmasse finden. Das spricht klar dafür, daß das Unterschlundganglion ein Verschmelzungsprodukt aus mehreren Ganglien ist. Während auf Sagittalschnitten, wie aus Textfig. 43 ersichtlich, die



Textfig. 43. Lanceola Cl. Sagittalschnitt durchs Unterschlundganglion.



Textfig. 44. Lanceola Cl. Frontalschnitt durchs Unterschlundganglion.

zwei verschmolzenen Ganglien nicht durch die geringste Einbuchtung gegeneinander abgesetzt sind, kann man auf Frontalschnitten zwischen den seitlich verschmolzenen Ganglienpaaren sowohl auf der dorsalen als auch auf der ventralen Seite eine tiefe Furche beobachten, welche beweist, daß die seitliche Verschmelzung noch nicht soweit vorgeschritten ist, wie die rostralkaudale (Textfig. 44). CLAUS hat festgestellt, daß bei Phronima das Unterschlundganglion aus sechs respektive sieben Ganglien verschmolzen ist. Es sind nach ihm die „Ganglien, welche zu den Nerven der beiden Gnathopodenpaare gehören, also den aufgenommenen Ganglien der beiden vorderen Brustsegmente entsprechen. Aber auch die vorausgehenden Ganglienlager der Kiefersegmente sind, wenn auch minder deutlich, als quere Abteilungen erkennbar“. Da CLAUS auch noch die „Nerven des zweiten Antennenpaares auf ein infraösophageales Zentrum be-

zieht". kommt er zu sieben Ganglienpaaren. Wie schon ein Vergleich der oben angeführten Formeln für die Verteilung der Ganglien angibt — Lanceola 2:6:4 und Phronima 2:5:4 — ist bei Lanceola das zweite Mittelleibsganglion, obwohl, wie wir sahen, sehr nahe an das Unterschlundganglion herangerückt, noch nicht mit diesem verschmolzen. Demnach würde bei Lanceola das Unterschlundganglion das Verschmelzungsprodukt von vier Ganglien sein, da ja die zu den Antennae posteriores führenden Nerven ihren Ursprung vom untersten Teil des Gehirns nehmen, und nicht, wie bei Phronima, aus der vordersten Partie des Unterschlundganglions. Dessen Gestalt ist übrigens, wie auch die der anderen Ganglien, im Längsschnitt oval, im Querschnitt auf der Dorsalseite sehr stark, auf der ventralen Seite weniger eingeschnitten.

Was die Gewebselemente anbelangt, welche in den Thorakal- und Abdominalganglien auftreten, so treffen wir dieselben Formen von Nervenzellen an, deren ich bereits bei der Besprechung des Gehirns gedachte. Insonderheit läßt die Verteilung des gangliösen Rindenbelags eine auffallende Ähnlichkeit mit der Anordnung der Rindenzellen im Gehirn erkennen. Es ist namentlich die Ventralseite der Ganglien, welche sich durch einen außerordentlich starken, mehrschichtigen Rindenzellenbelag auszeichnet. Auch die seitlichen Partien, besonders die kaudal gelegene Seite der Ganglien, weist einen dichten Belag von Rindenzellen auf. Dagegen fehlen diese fast vollkommen auf der Dorsalseite. Hier liegt die Bindegewebsscheide direkt der Fibrillärsubstanz auf, und nur hin und wieder findet sich ein Ganglienkern. Die zentral gelegenen Teile der Ganglien sind, ebenso wie die des Gehirns, frei von Zell kernen. Im Gegensatz dazu kann man eine stärkere Anhäufung des gangliösen Rindenbelags an den Ein- und Austrittsstellen der Kommissuren und an den Abzweigungsstellen der seitlichen Nerven bemerken.

Die Riesenzellen, die wir im Hirn verteilt sahen, treffen wir auch in den Bauchganglien, zum Teil in ganz gewaltiger Größe an. Die größten sind in der starken Schicht des Rindenbelags gelegen, welcher die Ventralseite der Ganglien einnimmt; und zwar findet sich immer je eine Riesenzelle in jeder Hälfte des Doppelganglions. Sodann können wir noch an der Aus- und Eintrittsstelle der Längskommissuren je eine, im ganzen also vier Riesenzellen nachweisen, die übrigens auch Claus bei Phronima

an denselben Stellen gefunden hat, wogegen er von den an erster Stelle erwähnten, überaus großen Riesenzellen, nichts berichtet.

Eine weitere Abweichung von den durch CLAUS bei Phronima festgestellten Tatsachen besteht darin, daß wir bei Lanceola den Ganglienrindenbelag nicht in verschiedene „Ganglienlager" einzuteilen vermögen, da dieser hier das ganze Doppelganglion einheitlich und ohne Unterbrechung, bis auf die Dorsalseite, schalenförmig umschließt. CLAUS hat bekanntlich sechs paarig angeordnete „Ganglienlager" beschrieben; von ihnen liegt ein Paar zwischen den beiden Längskommissuren, die übrigen vier Lager zwischen Längskommissur und seitlich abzweigenden Nerven. Allerdings gibt CLAUS an, daß diese sämtlichen Lager durch eine oberflächliche Lage von Ganglienzellen in Kontinuität stehen, und nur „an der dorsalen Seite durch die hier zutage tretenden fibrillären Züge getrennt bleiben".

Betreffs der Fibrillärsubstanz der Ganglien ist vor allen Dingen zu bemerken, daß auch in den Bauchganglien, wie im Gehirn, mächtige, besonders im zentralen Teil des Ganglions stark entwickelte Bänder und Stränge die beiden Hemisphären miteinander verbinden. Diese scheinen sich — und das würde den CLAUSschen Befunden bei Phronima entsprechen — in sehr spitzem Winkel zu kreuzen. Die Nervenfasern, welche in den Längskommissuren parallel neben einander verstreichen, strahlen kurz nach ihrem Eintritt in ein gewaltiges Lager, welches von der „Punktsubstanz Leydigs" gebildet wird und fast den ganzen inneren Teil der zwei Ganglienhälften erfüllt. Während ein Teil der Nervenfibrillen sich in der bereits weiter oben beschriebenen Weise verschlingt, tritt ein anderer Teil direkt durch das Lager molekularer Punktsubstanz hindurch, und, zusammen mit den verschlungenen Nervenfäden, aus dem Ganglion in die Längskommissur ein. Nach CLAUS tritt bei Phronima „die Punktsubstanz auf Kosten der bestimmt ausgeprägten Züge von Nervenfibrillen bedeutend zurück"; bei Lanceola dürften beide sich bezüglich ihrer Ausdehnung die Wage halten. Denn obwohl auch bei Phronima „den Kern jedes Ganglions Zentren von Punktsubstanz bilden", sind diese doch bedeutend weniger entwickelt als bei Lanceola, und treten tatsächlich gegenüber den Fibrillenzügen stark zurück.

Die Ansicht von CLAUS über die Bedeutung der „Punktsubstanz" möge hier angeführt sein: „Das vermeintliche Netzwerk der Punktsubstanz repräsentiert nicht die Zentren, aus welchen

die peripherischen Nerven hervorgehen, sondern könnte nur das Kommunikationssystem der zentralen Herde der Nervenerregung, der Ganglienzellen sein, deren Nervenfortsätze als Wurzeln in die peripherischen Nervenbahnen übergehen. Wahrscheinlich aber handelt es sich in der Punktmasse zum größeren Teile um eine bindegewebige, der Neuroglia der Vertebraten vergleichbare Substanz, zu der die kleinen, ovalen Kerne gehören, welche im Innern der Marklager auftreten."

3. Vibilia.

Sahen wir in Form und Bau des Gehirns eine ziemlich weitgehende Übereinstimmung zwischen Lanceola und Vibilia, so fällt um so mehr der gewaltige Unterschied der Gestalt, wie der histologischen Verhältnisse im peripheren Nervensystem beider Hyperiden auf. Man wolle zu den folgenden Erörterungen die Textfig. 45 zum Vergleiche heranziehen.

Schon was die Zahl der Bauchganglien anbetrifft, so finden wir dieselben bei Vibilia auf acht reduziert, und zwar entfallen



Textfig. 45. Vibilia arm. Bauchganglienkette.

vier auf die Thoraxsegmente und vier auf die Abdominalglieder. Die Gestalt des einzelnen Ganglions ist im Sagittalschnitt langgezogen oval, im Frontalschnitt gleichfalls von ovaler Gestalt und nur die letzten beiden Ganglien sind an dem Ein- und Austritt der Längskommissuren auf der Dorsalseite etwas eingebuchtet. Die vier ziemlich großen Thorakalganglien folgen in ganz kurzen Abständen aufeinander: insonderheit folgt das erste Brustganglion so kurz auf das Unterschlundganglion, daß man kaum eine Kommissur zwischen beiden bemerken kann. Auch die drei übrigen Thorakalganglien folgen in sehr kurzen Zwischenräumen: dagegen liegen das vierte Brust- und das erste Abdominalganglion sehr weit auseinander. Die vier Ganglien des Abdomens liegen in gleichen Entfernungen und zeichnen sich, namentlich das dritte, durch ihre beträchtliche Größe aus.

Höchst eigenartig ist das Verhalten der verbindenden Längskommissuren: Diese sind nämlich von ihrem Austritt aus dem Unterschlundganglion bis zu ihrem Eintritt in das zweite Abdo-

minalganglion miteinander verschmolzen, im Gegensatz zu Lanceola, wo wir ja bis zum letzten Hinterleibsganglion die Längskommissuren von Anfang an als zwei gesonderte Stränge verfolgen konnten. Erst zwischen dem sechsten und siebenten Bauchganglion können wir bei den Vibiliden zwei Kommissurenstränge nachweisen. Einen äußerst eigentümlichen Anblick gewährt, wie die Textfig. 46 zeigt, ein Querschnitt durch die verschmolzene Längskommissur. Umgeben von der üblichen, glashellen Bindegewebsscheide, weist nicht nur die beträchtliche Größe darauf hin, daß der Nervenstrang ein Verschmelzungsprodukt darstellt, sondern auch eine äußerst feine Bindegewebslamelle, die, mitten durch den Nervenstrang führend, denselben in zwei gleich große Teile zerlegt. Auf dieser Bindegewebslamelle, die nur in der Kommissur, nicht aber auch in den Ganglien anzutreffen ist, und links und rechts neben ihr liegen dunkelblau gefärbte, meist runde oder ovale Kerne, deren bindegewebige Natur zweifellos ist. Diese Kerne begleiten dann noch die Innenseite der umgebenden Bindegewebsscheide auf der ventralen Seite des Ganglions bis etwa zur Mitte. Die Bindegewebsscheide, welche übrigens stark gefaltet ist und sich stellenweise sehr weit von der Nervenmasse abhebt, scheint auch der Ausgangsort der beschriebenen Bindegewebslamelle zu sein.


Textfig. 46. Vibilia arm. Kommissur.

Das bei weitem größte und aus einer ganzen Anzahl von Thorakalganglien verschmolzene Nervenzentrum ist das Unterschlundganglion. Es hat bei Vibilia vor allen Dingen auch die Aufgabe, die Innervierung der Mundregion zu besorgen, im Gegensatz zu Lanceola, wo die Mundnerven der Innenseite der Schlundkommissur entsprangen. Bei Vibilia nehmen sie ihren Ursprung aus einer sehr weit rostral gelegenen Partie des Unterschlundganglions, und zwar entspringen sie als paarige, kräftige Stränge der Ventralseite desselben. Während sonst, wie das auch bei Lanceola und Phronima der Fall ist, jedem Ganglion rechts und links nur je ein Nerv entspringt, dessen Zweige die Muskeln des zugehörigen Segments und der Beine innervieren, machen die Unterschlundganglien, und das ist ein weiterer Beweis ihrer Verschmelzung, aus mehreren Thorakalganglien, meist insofern eine Ausnahme, als aus ihnen eine größere Zahl von Seitennerven entspringt. Bei Phronima waren es deren sieben, bei Lanceola vier und bei Vibilia schließlich sind es deren nicht weniger als 10.

Außer den beiden Kiefernerven entspringen nämlich noch vier Paare seitlicher Nervenäste, und zwar drei Paare in kurzen Zwischenräumen hintereinander, das vierte Paar am äußersten kaudalen Ende des Ganglions. Somit würden mit dem unteren Schlundganglion von Vibilia im ganzen drei Thorakaldoppelganglien verschmolzen sein, was die Annahme Gerstaeckers, der als ursprüngliches Verhalten sieben Thorakalganglien annimmt, bestätigen würde.

Ein weiterer, bei aufmerksamer Betrachtung sofort ins Auge springender Unterschied zwischen dem peripheren Nervensystem von Lanceola und Vibilia besteht in der Häufigkeit und Anordnung des gangliösen Rindenbelags. Wir sahen, daß bei Lanceola nicht allein die Ganglien — besonders an ihren ventralen und seitlichen Partien — in mehreren Schichten von Rindenzellen umlagert, sondern auch die Längskommissuren an ihrer Peripherie reichlich mit gangliösen Belagszellen versehen waren. Dagegen vermissen wir bei Vibilia in den Längskommissuren fast vollkommen die gangliösen Rindenzellen. Nur ganz vereinzelt finden sich neben den bindegewebigen Kernen andere Kerne, die sich von jenen sowohl durch ihre beträchtlichere Größe unterscheiden, als sich auch durch ihre deutlich erkennbare, netzartige Chromatinstruktur als Rindenbelagszellen dokumentieren.

Etwas häufiger als in den Kommissuren finden wir an den Ganglien die Rindenzellen vor. Allerdings treffen wir sie auch hier nicht annähernd so häufig an wie in den Bauchganglien von Lanceola. Wie dort, so ist es auch bei Vibilia besonders die Ventralseite, an der sich die Ganglienzellen einigermaßen häufen. In zwei Schichten, untermischt von Bindegewebskernen, bedecken sie die Unterseite der Ganglien. Nächst dieser Stelle sind es namentlich noch, wie schon bei Lanceola, die Ein- und Austrittsstelle der Kommissur, an denen sich die Belagszellen etwas dichter drängen. Die Dorsalseite ist auch bei Vibilia frei von Zellkernen, wenigstens soweit die Thorakalganglien in Betracht kommen; die Abdominalganglien, die überhaupt etwas reichlicher mit Rindenbelagszellen ausgestattet zu sein scheinen, weisen auch auf ihrer Rückenseite einen dünnen, einschichtigen Belag von Ganglienzellen auf.

Sind also die Rindenbelagszellen gegenüber denen der Lanceoliden in der Minderzahl, so fällt andererseits das häufige Auftreten von Riesenzellen in den Ganglien von Vibilia auf. Wenn sie auch nicht so gewaltige Größe erreichen, wie die erwähnten größten Riesenzellen auf der Ventralseite der Lanceolaganglien,

so zeichnen sie sich doch vor den übrigen Ganglienzellen durch ihre Größe aus. Ihre Verteilung ist dieselbe wie bei Lanceola: Außer zwischen den ventralen Rindenbelagszellen, wo sich die Riesenzellen in ziemlich stattlicher Zahl verteilt finden, sind es wiederum Ein- und Austrittsstellen der Längskommissur, an denen die Riesenzellen auftreten. Merkwürdigerweise kann man sogar hin und wieder zwischen den wenigen, auf der Dorsalseite der Ganglien gelegenen Rindenbelagszellen eine Riesenzelle antreffen.

Wenn sich nun auch betreffs der Anordnung und Zahl der Ganglien und der beiderseitigen Rindensubstanz zwischen Lanceola und Vibilia beträchtliche Unterschiede haben konstatieren lassen, so ist andererseits wieder bezüglich des Verlaufs der Nervenfibrillen und der Verteilung der Punktsubstanz eine weitgehende Gleichheit bei beiden Hyperiden festzustellen. Das Zentrum eines jeden Ganglions ist auch bei Vibilia von einem Kern von „Punktsubstanz" ausgefüllt. Durch diesen treten die in den Kommissuren parallel laufenden Fibrillen teils direkt hindurch, teils verbiegen und verschlingen sie sich erst. Die Marksubstanz erfüllt bei Vibilia das ganze Ganglion, soweit es nicht von den Rindenbelagszellen in Anspruch genommen wird. Jedenfalls aber tritt die Molekularsubstanz auf Kosten der „bestimmt ausgeprägten Züge von Nervenfibrillen" stark in den Vordergrund. Selbst die kräftigen Nervensträge, die bei Lanceola die beiden Hälften der Doppelganglien verbanden und namentlich im zentralen Teil der Ganglien zu mächtigen Bändern entwickelt waren, vermissen wir in den Ganglien von Vibilia. Denn wenn man hier unter starker Vergrößerung auch einige Fibrillen bemerken kann, die die Ganglien in der Richtung von links nach rechts durchziehen, so nehmen diese doch nirgends die Form von auch nur schwachen Bändern an. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, daß wir bei Vibilia kein Doppelganglion mehr haben wie bei Lanceola, dessen beide, doch immerhin stark voneinander abgesetzte Hälften einer festeren Verbindung bedürfen, sondern ein einheitliches, durch keine Einschnürungen unterbrochenes Ganze. Die Fibrillen der seitlich aus den Ganglien ausstrahlenden Nerven lassen sich zum Teil bis fast ins Zentrum des Punktsubstanzkerns verfolgen. Es sind dies vermutlich die Nervenfibrillen, welche aus der eintretenden Längskommissur — seitlich umbiegend — in die Seitennerven einstrahlen. Ein anderer Teil der Seitennervenfibrillen verläuft in den Rindenbelagszellen, aus denen sie nach Claus ihren Ursprung nehmen; er schreibt darüber: „Der bei weitem größere Teil der

Faserzüge, welche in den Seitennerven eintreten, wurzelt in den Elementen des Ganglions selbst . . . in den Nervenfortsätzen der Ganglienzellen, . . . welche dieselben als ein doppeltes System sich kreuzender Querfasern nach der entgegengesetzten Hälfte des Doppelganglions in die Seitennerven entsenden."

Claus hat für Phronima, wie schon angedeutet, festgestellt, daß zwar die Längskommissuren der Abdominalganglien Seitennerven entsenden, dagegen die Kommissuren der Thorakalganglien dies nicht tun. Dieselben Verhältnisse konnte ich für Lanceola nachweisen. Anders dagegen ist es bei Vibilia. Hier lassen sich auch für die Kommissuren der Thorakalganglien Seitennerven konstatieren, und zwar zweigen zwischen zwei Thorakalganglien zwei Seitennerven – je einer nach rechts und nach links — ab. Dasselbe primäre Verhalten zeigen uns auch die Oxycephaliden.

Oxycephalus und Rhabdosoma.

Zunächst auch hier wieder einige Bemerkungen über Gestalt und Anordnung des peripheren Nervensystems. Was die Zahl der Ganglien anbelangt, so beträgt diese, außer Gehirn und Unterschlundganglion, bei Rhabdosoma 8, bei Oxycephalus gar nur 7. Von diesen entfallen 5, bezüglich 4 auf die Thorakalsegmente und je 3 auf das Abdomen. Es soll zuerst auf die Verhältnisse, wie wir sie bei Rhabdosoma antreffen, eingegangen werden, und sodann mit diesen die Befunde an Oxycephalus verglichen werden.

4. Rhabdosoma.

Bei Rhabdosoma ist die Anordnung der Ganglien derart, daß auf das mächtige Unterschlundganglion die ersten drei Thorakalganglien in etwa gleichen, leidlich großen Abständen folgen. Etwas größer ist der Zwischenraum zwischen dem dritten und vierten Ganglion, während das fünfte Thorakalganglion direkt auf das vorletzte folgt. Die ersten vier Ganglien liegen am Ende je eines Brustsegmentes, das fünfte am Anfang eines solchen. Das erste Abdominalganglion ist vom letzten Thorakalganglion durch eine mächtig lang ausgedehnte Kommissur getrennt, und auch das zweite und dritte Ganglion des Hinterteils folgen dem ersten bzw. zweiten in sehr großer Entfernung. Die großen Zwischenräume, in denen die Ganglien sowohl der Brustregion als auch namentlich des Abdomens aufeinander folgen, werden natürlich durch die abenteuerlich lang ausgestreckte Gestalt der Rhabdo-

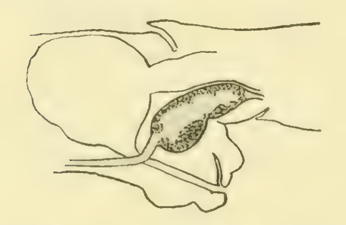
somen veranlaßt. Als eine Folge dieser langgedehnten Gestalt darf es wohl auch angesehen werden, daß die Form der Ganglien, namentlich auch der Abdominalganglien, sich auf Sagittalschnitten nicht wie bei Lanceola und Vibilia als oval präsentiert, sondern auffallend lang ausgezogen ist. Im Querschnitt sind die Ganglien oval.

Diese Form deutet schon im Gegensatz zu den durch tiefe Einschnitte zweigeteilten Ganglien von Lanceola darauf hin, daß die Längskommissuren verschmolzen sind. Und in der Tat bilden sie vom Unterschlundganglion an bis zum letzten Abdominalganglion einen einzigen, kräftigen Strang. Dieser erinnert in seinem Bau stark an die Längskommissuren von Vibilia. Wie diese, so ist auch er fast vollkommen frei von den gangliösen Zellen des Rindenbelags; nur ganz vereinzelt konnte ich auf wenigen Schnitten Rindenbelagskerne feststellen, die, auf der Peripherie der Kommissur liegend, sich besonders ventral gelagert fanden. Etwas häufiger konnte ich sie kurz vor dem Einstrahlen des Nervenstranges in die Ganglien wahrnehmen, wo sie bisweilen die Bauchseite der Längskommissur in zwei Schichten bedeckten. Im großen und ganzen aber reicht die Fibrillärsubstanz — es sind auch bei Rhabdosoma parallel nebeneinander laufende Faserzüge — bis direkt an die beide verschmolzene Längsstränge gemeinsam umschließende Bindegewebshülle, die, gefaltet und eingebuchtet, die Kommissur, lose aufliegend, umhüllt. Neben den, wie gesagt, spärlich verteilten Rindenbelagskernen finden wir — analog den Verhältnissen bei Vibilia — noch kleine, rundliche oder längliche Bindegewebskerne, die zum Teil gleichfalls peripher gelagert sind und die ventralen sowie seitlichen Partien des Nervenstranges bekleiden. Zum Teil jedoch finden wir sie auch im Innern der Kommissur auf einer dünnen Bindegewebslamelle gelegen, die, wenn auch ungleich schwächer und undeutlicher als bei Vibilia, so doch immerhin noch gut nachzuweisen ist. Sie findet sich insonderheit in der Längskommissur, läßt sich aber auch bis in die Ausläufer der Ganglien verfolgen. Während sie sich an manchen Stellen von der Bauchfläche nur bis zur Mitte der Kommissur erstreckt, durchzieht sie dieselbe an anderen Stellen vollkommen von der Ventral- bis zur Dorsalseite, sie so in zwei Teile zerlegend.

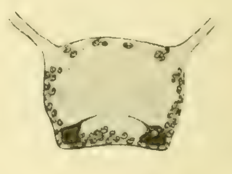
Wir treffen auch bezüglich der von den Längskommissuren abzweigenden Nerven auf ein Übereinstimmen zwischen Vibilia und Rhabdosoma. Wie dort, so sendet auch hier, im Gegen-

satz zu Phronima und Lanceola, außer dem abdominalen Nervenstrang auch der thorakale seitliche Zweige aus. Diese entspringen etwa in der Mitte zu beiden Seiten der Kommissur und steigen leicht nach aufwärts durch die mächtige Blutlakune, die, wie wir sehen werden, das ganze periphere Nervensystem umschließt, zu der Muskulatur. Dieses primäre Verhalten darf man wohl bei Rhabdosoma mit auf die langgestreckte Gestalt des Tieres und dem daraus resultierenden großen Zwischenraum zwischen je zwei Ganglien setzen.

Durch Gestalt und Größe von den übrigen ausgezeichnet ist auch bei Rhabdosoma das Unterschlundganglion (Textfig. 47). Die beiden kräftigen Schlundkommissurstränge, die von ihrem Austritt aus dem Gehirn an parallel in der Längsrichtung des Körpers verlaufen, biegen kurz hinter dem Ösophagus in fast R nach oben, und verschmelzen alsbald, um das zwischen Ösophagus und Anfangsdarm liegende Unterschlundganglion zu bilden. Dieses



Textfig. 47. Rhabdosoma. Unterschlundganglion.



Textfig. 48. Rhabdosoma. Unterschlundganglion.

weist im Sagittalschnitt eine nierenförmige Gestalt auf, wobei es sich allerdings nach dem kaudalen Ende zu etwas verjüngt (Textfig. 47). Vertikalschnitte lassen erkennen, daß der dem Kopf zu gelegene Teil des Schlundganglions einen fast rechteckigen Querschnitt besitzt (Textfig. 48), wogegen sein hinteres Ende oval geformt ist. Die seitliche Verschmelzung ist also bei Rhabdosoma — und das gilt auch für die übrigen Thorakal- und Abdominalganglien — eine vollständige. Anders auf Sagittalschnitten. Hier kann man, allerdings weniger durch die äußere Gestalt als vielmehr durch die Verteilung des gangliösen Rindenbelages, leicht feststellen, daß eine Reihe von Thorakalganglien mit dem Unterschlundganglion verschmolzen sind. Um ihre Zahl genauer zu bestimmen, ist es am besten, die Anzahl der vom unteren Schlundganglion abzweigenden Seitennerven zu zählen. Da lassen sich nun im ganzen deren drei Paare nachweisen, und zwar entspringen

sie in etwa gleichen Entfernungen voneinander, nämlich am Anfang, in der Mitte und am Ende des Ganglions. Das erste und dritte Paar zeichnen sich als besonders kräftige Nervenstränge aus, wogegen das zweite Paar äußerst schwach ist. Das erste Paar entspringt gleich nach Vereinigung der Schlundkommissuren merkwürdigerweise der Dorsalseite des Ganglions und verläuft, wie Textfig. 48 zeigt, etwa im Winkel von 45° nach oben an die kräftigen Muskeln. Die beiden anderen Paare nehmen ihren Ursprung an der Seite des Ganglions, und zwar läuft das zweite Paar rechtwinklig vom Ganglion weg, während das letzte Nervenpaar in kaudaler und dorsaler Richtung verstreicht. Wir können demnach annehmen, daß zwei Doppelganglien mit dem Unterschlundganglion verschmolzen sind.

Besonders auffallend sind zwei, auf einem Vertikalschnitt in Textfig. 48 dargestellte, ganz riesige, im Rindenbelag der Ventralseite gelegene Zellen, welche allem Anschein nach unipolar sind und die übrigen Rindenbelagszellen um etwa das zehnfache an Größe übertreffen. Es finden sich im ganzen Unterschlundganglion nur zwei derartig enorm entwickelte Riesenzellen, deren einziger Nervenfortsatz ins Innere des Ganglions verläuft und dann in kaudaler Richtung umzubiegen scheint.

Da der feinere Bau des Unterschlundganglions sich in nichts Wesentlichem von dem der übrigen Ganglien unterscheidet, soll er nicht besonders beschrieben werden. Erwähnt mag nur sein, daß die mit den Schlundkommissuren in das untere Schlundganglion eintretenden Fibrillenzüge beinahe ausnahmslos oder doch in ihrer überwältigenden Mehrheit das Ganglion direkt durchziehen, um in die Bauchkommissur einzustrahlen. Einige Fibrillen biegen in die abzweigenden Seitennerven ein, während sich ein anderer Teil bis zwischen die, namentlich Ventral- und Seitenflächen, aber auch die Dorsalseite bedeckenden Rindenbelagszellen verfolgen läßt. Andere Fibrillenzüge — so besonders in den tiefer gelegenen Partien des Ganglions — durchsetzen das Schlundganglion senkrecht zu seiner Längsachse in horizontaler Richtung, die Nervenverbindungsstränge der einstigen Doppelganglien repräsentierend.

Betrachten wir nun einmal genauer eines der Bauchganglien, dessen histologischer Bau, wie gesagt, nicht sehr von dem des Unterschlundganglions abweicht, so wird uns sogleich auffallen, daß hier nicht nur wie bei Phronima, Lanceola und, mit Einschränkung, auch bei Vibilia die Ventral- und Seitenflächen mit

gangliösem Rindenbelag bedeckt sind, sondern auch die Dorsalseite, teilweise sogar in mehreren Schichten, dovon überlagert ist. Allerdings ist auch bei Rhabdosoma der Belag der Ventralseite wesentlich stärker. Wie bei den bereits beschriebenen Formen, so sehen wir auch bei Rhabdosoma da, wo Nervenbahnen abzweigen — mögen es nun Längskommissuren oder Seitennerven sein — die Belagszellen besonders gehäuft. Dabei muß gleich bemerkt werden, daß die Seitennerven nicht wie bei den beiden Hyperiden seitlich den Ganglien entspringen, sondern sehr weit ventralwärts verlagert sind. Was Anordnung und Verteilung der — bei Rhabdosoma übrigens sehr wenigen — Rindenzellen anbelangt, so gilt für sie dasselbe wie für Vibilia. Es sind vor allen Dingen die Bauchfläche und die Nervenmündungen, bzw. Ursprungsstellen, an den wir den Riesenzellen begegnen. Diese erreichen bei Rhabdosoma längst nicht die Größe wie bei Vibilia oder gar Lanceola. Auch was die Fasersubstanz der Ganglien betrifft, kann ich mich kurz fassen, da hier die Verhältnisse eine Rekapitulation der bei Lanceola beschriebenen darstellen, nur daß bei Rabdosoma die Querkommissuren zwischen den ja bereits vollkommen verschmolzenen Hälften des Doppelganglions ganz gering ausgebildet sind. Der weitaus größte Teil der Fibrillen der Längskommissur tritt glatt durch den das Zentrum des Ganglions erfüllenden Kern von „Punktsubstanz", um auf der kaudalen Seite wieder in die Kommissur einzustrahlen.

5. Oxycephalus.

Die Zahl der Thorakalganglien ist hier um eins geringer und beträgt demgemäß nur vier, während wir die gleiche Zahl von Abdominalganglien, also drei, antreffen. Die Entfernung der Ganglien voneinander ist ziemlich konstant; nur das Unterschlundganglion und das erste Thorakalganglion liegen etwas näher aneinander. Im Querschnitt weisen die Ganglien — abgesehen vom infraösophagealen Ganglion — eine ovale bis runde Gestalt auf. Besonders die Abdominalganglien zeichnen sich durch ihren kreisrunden Querschnitt aus. Trotzdem läßt die Verteilung des gangliösen Rindenbelages erkennen, daß diese runden Gebilde ein Verschmelzungsprodukt nebeneinander gelegener Doppelganglien sind. Die Rindenzellen dringen nämlich von oben und unten in den zentralen Teil des Ganglions ein, die Fibrillärsubstanz halbierend, so daß die Hälften nur noch in der Mitte kommunizieren.

Wie bei Rhabdosoma, so sind auch bei Oxycephalus die beiden Kommissuren zu einem einzigen Strang verschmolzen, der gleichfalls fast frei ist von Rindenzellen, und dessen Fasersubstanz bis direkt an die umgebende Bindegewebshülle reicht. Diese umschließt, insonderheit die Ganglien, so lose, daß sie oft weit von diesen absteht. Ein kleiner Unterschied zwischen dem Nervenstrang von Oxycephalus gegenüber dem von Rhabdosoma ist das Fehlen der Bindegewebslamelle, die, wie bei Vibilia, die verschmolzene Kommissur bei Rhabdosoma ihrer Länge nach — wenigstens unvollkommen — spaltet. Bei Oxycephalus konnte ich sie nicht mit Bestimmtheit nachweisen: vielleicht daß sie an den Ein- und Austrittsstellen des Nervenstranges in, bzw. aus den Ganglien, ganz schwach angedeutet sind. Demgemäß finden sich natürlich die kleinen Bindegewebskerne ungleich seltener als bei Rhabdosoma. Daß nicht nur die Abdominalkommissur, sondern auch die Thorakalkommissur seitliche Nerven an die Muskulatur entsendet, ist für Oxycephalus ja allbekannt und wird auch bereits von Claus erwähnt. Diese Seitennerven entspringen etwas unter der Mitte der Kommissur und verlaufen anfangs genau horizontal, um dann etwas emporzusteigen.

Die geringe Anzahl von Bauchganglien zwingt naturgemäß zu dem Schluß, daß Verschmelzungen von Nervenzentren in größerem Maßstabe stattgefunden haben müssen. Und in der Tat können wir für Oxycephalus aus der Zahl der von den einzelnen Ganglien abzweigenden Nervenstämme nachweisen, daß solche Verschmelzungsprodukte nicht nur das Unterschlundganglion und das dritte Hinterleibsganglion sind, sondern auch das letzte Thorakalganglion mit einem zweiten verschmolzen ist.

Unterschlundganglion: Die Schlundkommissuren biegen, wie bei Rhabdosoma, kurz vor dem Ganglion steil nach oben, um zwischen dem Ösophagus und den beiden sogenannten „Leberschläuchen" miteinander zu verschmelzen. An seinem rostralen Ende ist das Schlundganglion auf der Dorsalseite stark eingebuchtet, doch gleicht sich die Einkerbung schon nach kurzer Zeit wieder aus. Die vorderen Partien sind auf Vertikalschnitten im Gegensatz zu Rhabdosoma triangelförmig gestaltet, und zwar so, daß die etwas längere Seite nach oben gerichtet ist. Im weiteren Verlauf runden sich die Ecken immer mehr ab, bis schließlich eine ovale Form erreicht wird. Nach hinten zu verjüngt sich das Ganglion ganz allmählich, um schließlich in die Kommissur überzugehen. Als sicherstes Mittel, die Zahl der mit dem Unter-

schlundganglion verschmolzenen Ganglien festzustellen. wollen wir wieder die Anzahl der abzweigenden Seitennerven betrachten, denn die äußere Gestalt des Schlundganglions läßt bei Oxycephalus keine diesbezüglichen Schlüsse zu. Wir können in etwa gleichen Abständen drei Paare von Seitennerven nachweisen. Davon entspringen die beiden ersten — ein Analogon zum ersten Seitennervenpaar des Schlundganglions bei Rhabdosoma — der Dorsalseite, und zwar den oberen Ecken des Ganglions. Das dritte Nervenpaar, welches aus einem Teile des Unterschlundganglions hervorgeht, wo dieses bereits einen ovalen Querschnitt hat, nimmt seinen Ursprung, wie die Seitennerven der Thorakalganglien, aus den Seitenflächen. Sämtliche drei Nervenpaare des infraösophagealen Ganglions dienen zur Innervierung der Rumpf- respektiv Beimuskulatur, denn die zu den Kiefern führenden Nerven entstammen ja, wie wir sahen, auch bei Oxycephalus der Schlundkommissur. Wir kommen also zu dem Schluß, daß mit dem Unterschlundganglion von Oxycephalus zwei Doppelganglien, das erste und zweite Thorakalganglion, verwachsen sind.

Das vierte Thorakalganglion unterscheidet sich durch seine bedeutende Größe von den übrigen Bauchganglien. Vertikalschnitte zeigen uns, daß es vier Seitennerven entsendet, also ein zweites Ganglion mit ihm verwachsen ist. Vollkommen ist diese Verschmelzung des sechsten und siebenten Thorakalganglions allerdings nicht. Vielmehr läßt sich zwischen beiden eine leichte Einschnürung konstatieren. Nächst dem Unterschlundganglion wohl das mächtigste ist das dritte Abdominalganglion, welches, wenn wir mit Gerstäcker annehmen, daß ursprünglich vier Ganglien auf das Abdomen kommen, gleichfalls aus zwei Ganglien besteht. Derselbe Forscher hat festgestellt, daß aus dem dritten Hinterleibsganglion von Oxycephalus nicht weniger als 10 Nerven entspringen, denen die Aufgabe zufällt, die vier letzten Segmente des Postabdomens zu innervieren.

Die Histologie der Ganglien bietet uns, gegenüber Rhabdosoma, nur wenig Neues. Die einstige Zweiteilung der nunmehr verschmolzenen Hälften des Doppelganglions, die bei Rhabdosoma durch das teilweise Vorhandensein der Bindegewebslamelle angedeutet wurde, läßt sich bei Oxycephalus aus der bereits erwähnten Anordnung der Rindenbelagszellen ersehen. Diese beschränken sich übrigens, und darin stehen sie im Gegensatz zu ihrer Verteilung bei Rhabdosoma, auf die ventrale und die seitlichen Flächen der Ganglien. Die Dorsalseite lassen sie vollständig frei, und

selbst die Seitenflächen sind nur spärlich von ihnen besetzt. In größerer Anzahl finden sie sich, wie von vornherein anzunehmen, an den Ursprungsstellen der Nerven und am Ein- und Austritt der Längskommissur. Ebenda finden wir auch die sogenannten „Riesenzellen", deren mächtigste ich übrigens im unteren Schlundganglion an der Austrittsstelle des ersten Nervenpaares feststellen konnte. Wie bei Rhabdosoma, so entspringen auch bei Oxycephalus die Seitennerven sehr weit ventral, von der Bauchseite gerechnet etwa im ersten Viertel des Ganglions. Ein Unterschied zwischen den Ganglien der beiden Oxycephaliden findet sich dagegen in der Anordnung der Fasersubstanz. Hier treten bei Oxycephalus die „ausgeprägten Züge von Nervenfibrillen" auf Kosten der „Marksubstanzlager" ganz bedeutend hervor. Vor allen Dingen finden wir auch wieder die seitlichen Querkommissuren, die Verbindungsbänder der beiden Ganglienhälften, stärker hervortretend und Bänder bildend, dessen mächtigstes sehr weit dorsal gelegen ist. Der größte Teil der Nervenfibrillen der Längskommissur tritt auch bei Oxycephalus direkt durch das Ganglion hindurch; nur ein kleiner Teil verschlingt sich in den Lagern der Punktsubstanz.

VI. Sinnesorgane.

A. Statische Organe.

1. Allgemeines.

Zu den wichtigsten und zugleich interessantesten Sinnesorganen unserer Tiere gehören die Gleichgewichtsorgane oder statischen Organe. Solche Organe sind unter den Amphipoden bisher nur für die Oxycephaliden (Oxycephalus und Rhabdosoma) und Tanaiden bekannt. Bei letzteren sind sie nach F. Müller wie bei den Dekapoden in den oberen Fühlern untergebracht. Dagegen sehen wir sie bei den Oxycephaliden, wie Claus in seiner Abhandlung über die Platysceliden vermerkt, nach der Basis der oberen Fühler hingerückt. Schließlich sei noch einer Notiz Erwähnung getan, die sich in der Arbeit Strauss' über „das Gammaridenauge" findet. Er gedenkt da bei der Art Ampelisca eines „für Gammariden speziell neuen Sinnesorganes. Dieses Organ besteht aus einem kräftigen, der Dorsalfläche des Gehirns entspringenden Nerven, der sich im Bogen nach dem kurzen Rostrum des Kopfes begibt, um dort in einem blasenförmigen

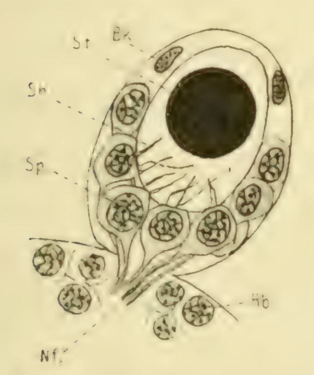
Organ von eigenartiger Beschaffenheit zu enden. In ihrem Aufbau erinnern die geschilderten Organe völlig an die von CLAUS für eine Reihe von Platysceliden beschriebenen „Gehörorgane". Diese Gehörorgane stellen ein bindegewebiges Bläschen vor, das einen auf einem Ganglienpolster ruhenden, stark färbbaren Otolith umschließt . . .".

2. Lanceola und Vibilia.

Die statischen Organe, die wir bei Lanceola, Vibilia und den beiden Oxycephaliden antreffen, weichen wohl in ihrer Lage und zum Teil auch etwas in ihrem äußeren Bau voneinander ab, sind aber doch samt und sonders nach dem gleichen Konstruktionsprinzip aufgebaut. Darum hat auch das im folgenden von Lanceola Berichtete mit einigen Einschränkungen Gültigkeit sowohl für Vibilia als auch für Rhabdosoma und Oxycephalus. Wie die Textfig. 5 und 13 zeigen, liegen die beiden statischen Organe bei Lanceola seitlich am dorsalen Ende des Gehirns, schon unter schwacher Lupenvergrößerung als zwei kleine Bläschen erkenntlich. Genau dieselbe Lage haben sie bei Vibilia. Bei stärkerer Vergrößerung zeigen die Bläschen eine ovale Gestalt, bei Vibilia scheinen sie etwas mehr kugelig zu sein. Den bei weitem größten Teil des Organs nimmt bei Lanceola ein mächtiges Sinnespolster ein, das, wie die Textfig. 49 zeigt, seine größte Stärke auf der dem Gehirn zugekehrten Seite besitzt und einen ovalen Hohlraum zu etwa vier Fünftel umgibt. Dieses Sinnespolster besteht aus zirka acht Sinneszellen, deren Kerne die gleiche Größe und Struktur aufweisen wie die Rindenbelagszellkerne des Gehirns. Außer den Sinneszellen finden wir nun noch in jedem der beiden statischen Organe zwei kleinere, intensiv sich färbende Kerne, die wir als Bindegewebskerne ansprechen müssen. Sie liegen zu beiden Seiten des Organs am Ende des Sinnespolsters und gehören Zellen an, welche die bindegewebigen Partien des statischen Organs darstellen. Auf der dem ovalen Hohlraum zugekehrten Seite des Sinnespolsters ließen sich bei stärkster Vergrößerung Gebilde konstatieren, die man bei Vibilia und — mit größerer Sicherheit — bei Lanceola als Sinneshärchen ansprechen konnte. Sie liegen auf der nach dem Hirn zu gelegenen Seite und den seitlichen Partien, fehlen dagegen vollkommen der dorsalen Fläche. Etwa den vierten Teil des Hohlraumes nimmt ein Statolith in Anspruch, der sich mit Hämalaun tiefblau färbt und meist kugelig gestaltet ist. In einem einzigen Falle war seine Oberfläche maul-

beerartig mit Erhebungen versehen. Der Hohlraum des statischen Organs liegt etwas exzentrisch, vom Gehirn weg. An seiner dorsalen Seite wird der Hohlraum des statischen Organs nur von einer Bindegewebsscheide begrenzt. Über die Innervierung des Organs lassen sich für beide Hyperiden nur unvollkommene Angaben machen. Wo das statische Organ der Oberfläche des Gehirns aufsitzt, treten die Rindenbelagszellen etwas zurück, um Nervenfibrillen hindurchtreten zu lassen. Diese sieht man deutlich in den ventralen Teil des Gleichgewichtsorgans eintreten und sich verteilen. Auf guten Präparaten kann man sogar beobachten, wie die einzelnen Nervenfäden in die Sinneszellen einstrahlen (Textfig. 49). In den meisten Fällen laufen zwei Nervenstränge dicht nebeneinander in das statische Organ.

Über den Verlauf der Nervenfibrillen im Gehirn und ihre Ursprungsstelle ließ sich für Lanceola und Vibilia nichts Sicheres



Textfig. 49. Lanceola Cl. Statisches Organ.



Textfig. 50. Rhabdosoma. Statisches Organ.

ermitteln. Die Fibrillen lassen sich ein Stück weit in das Gehirn verfolgen und scheinen, zum Teil wenigstens, aus der Mündungsgegend der Schlundkommissur zu stammen.

3. Rhabdosoma und Oxycephalus.

Genauere Angaben, namentlich auch über die Innervierung vermag ich über die statischen Organe von Rhabdosoma zu machen. Diese liegen als paarige Organe dicht nebeneinander unter dem Integument des Kopfes und sind mit dem Gehirn durch zwei äußerst kräftige Nervenstränge verbunden. Ihre äußere Gestalt weicht beträchtlich von der mehr oder minder kugeligen des Gleichgewichtsorgans der beiden vorher genannten Hyperiden ab.

Wir konstatieren bei Rhabdosoma eine langgezogene, birnenförmige Gestalt. dabei sind die Organe so orientiert, daß die Spitze der Dorsalseite zugekehrt ist (Textfig. 50).

Über den Bau des Organs seien folgende, zum Teil schon bekannte Angaben gemacht: Das ganze statische Organ ist von einer Bindegewebshülle umgeben, die übrigens auch das zuleitende Nervenpaar umkleidet und somit als „direkte Fortsetzung der Gehirnscheide" betrachtet werden muß. Diese Bindegewebsscheide, und mit ihr natürlich das ganze Organ, ist am Scheideldach vermittels eines fadenförmigen Ausläufers der ersteren inseriert. Unter der Bindegewebsscheide des Organs liegt eine kernreiche Schicht, welche den birnenförmigen Hohlraum seitlich und auf seiner Ventralfläche umschließt. Da die Kerne dieser Schicht in jeder Beziehung den Rindenbelagskernen des Gehirns entsprechen, haben wir es unzweifelhaft mit Kernen und Zellen nervöser Natur zu tun, mit anderen Worten, die unter der Bindegewebsscheide liegende Schicht repräsentiert das Sinnespolster. In dieses kann man die Fibrillen des kräftigen Nerven einstrahlen sehen. Der Hohlraum des Gleichgewichtsorgans wird bei Rhabdosoma von einem ganz gewaltigen, tiefblau sich färbenden Statolithen von Kugelgestalt zum weitaus größten Teil erfüllt. Unter diesem Statolithen, also auf der ventralen Seite des Organs, fällt uns in der Zellwandung ein kleiner sehr dunkel färbbarer Kern auf, der als Bindegewebskern anzusprechen ist und den erwähnten beiden kleinen Kernen im statischen Organe von Lanceola und Vibilia entspricht (Textfig. 50 *BK*).

Das ganze Organ ist bei Rhabdosoma, vermutlich um ihm größeren Halt zu geben, in ein eigentümlich weitmaschiges Gewebe, anscheinend Bindegewebe, eingebettet. Der Nerv, welcher Gehirn und statisches Organ verbindet, verläuft etwas schräg, und zwar von seiner Ursprungsstelle aus in kaudal-rostraler Richtung; kurz vor seinem Eintritt in das Sinnespolster knickt er plötzlich ganz scharf nach Innen um. Er entspringt der Ventralseite des Gehirns, nicht weit von der Stelle, wo dieses in die beiden Schlundkommissuren ausläuft. Hier sehen wir, wie eine größere Anzahl — für Oxycephalus hat man 20 festgestellt — von Nervenfibrillen zusammenlaufen und in den Nerv einstrahlen. Sie lassen sich durch die zahlreichen Rindenbelagszellen, die wir an der Ursprungsstelle des Nerven im Gehirn finden, hindurch in den fibrillären Teil des Hirns verfolgen und machen die schon für die Hyperiden gehegte Vermutung sehr wahrscheinlich, daß

wenigstens ein Teil von ihnen aus Fibrillen der Schlundkommissur besteht. Der Nerv, der an der Außenseite des Gehirns aufwärts läuft und diesem direkt anliegt, ist bereits von seiner Ursprungsstelle an von der erwähnten Bindegewebshülle umgeben. Da wo er das Hirn an dessen Dorsalseite verläßt, schwillt er beträchtlich an, um alsbald wieder seine normale Stärke anzunehmen. An dieser verstärkten Stelle finden sich eine größere Anzahl von Bindegewebskernen, die wir auch sonst, weniger zahlreich, in der Bindegewebsscheide antreffen.

Was nun schließlich das Gleichgewichtsorgan von Oxycephalus anbetrifft, so kann ich mich kurz fassen. Seine Lage ist bereits beschrieben worden, seine Gestalt ist wie bei Vibilia fast kugelrund; auffallend ist die umgebende Bindegewebshülle, die auf der rostralen Seite zu einem langen, fadenförmigen Gebilde ausgezogen ist. Die Nerven, welche bei Oxycephalus das statische Organ zu versorgen haben, entstammen gleichfalls der Ventralfläche des Gehirns. Schon bei starker Vergrößerung mit der binokulären Lupe lassen sich die beiden großen Otholithenbläschen erkennen, deren Statolith nicht ganz die bei Rhabdosoma konstatierte Größe erreicht.

B. Augen.

1. Allgemeines.

Wenn man die verschiedenen Gruppen der Amphipoden hinsichtlich ihrer Sehorgane miteinander vergleicht, so wird man überrascht durch die Mannigfaltigkeit in Bau, Größe und Anordnung der Elemente. Von den gewaltigen, fast den ganzen Kopf für sich in Anspruch nehmenden Augen des Oxycephalus Thaumatops, Phronima usw. bis zu den rudimentären Sehorganen von Lanceola finden wir alle Abstufungen; dazu kommen die Verschiedenheiten in der Anordnung: bei Bruzelia ein „unregelmäßiger, weißer Sehfleck", bei Phronima vier wohlausgebildete, kompliziert gebaute Augen, und als Zwischenstufen Formen wie Vibilia mit ihren zwei mittelgroßen Augen und Rhabdosoma mit seinem Paar von weniger scharf gesonderten Doppelaugen. Wir finden also einerseits das Vermögen vor, in Anpassung an die Lebensweise neue, komplizierte Augenformen zu bilden, andererseits die Tendenz der Rückbildung. Diese letztere zeigt sich beispielsweise bei Lanceola.

Es kann nun nicht meine Aufgabe sein, eine eingehende Beschreibung der einzelnen Elemente des Auges — morphologisch und histologisch — zu geben; das würde zu weit führen. Vielmehr werde ich mich darauf beschränken müssen, die Beziehungen zwischen Sehorganen und Nervensystemen zu betrachten.

Jedoch wird es sich empfehlen, wenigstens einen kurzen Überblick über den Aufbau des Amphipodenauges vorauszuschicken. Ich berufe mich hierbei wieder auf die Ergebnisse, die der bereits mehrfach zitierte Strauss in seinem Werke „Das Gammaridenauge" niedergelegt hat. Ein typisches Gammaridenauge setzt sich, von der Peripherie nach dem Zentrum zu fortschreitend nach Strauss aus folgenden Elementen zusammen:

1. die unfacettierte Cuticula;
2. die einschichtige Hypodermis;
3. die Schicht der Kristallkegel, die von einem Kelch von Pigmentzellen eingehüllt sind. Diese erscheinen als direkte Fortsetzung der
4. Retinulae. Diese aus fünf Sehzellen bestehend, lassen drei Abschnitte erkennen:
   a) den „Augenkeil", der aus den verschmolzenen distalen Enden der Sehzellen besteht und das Rhabdom enthält;
   b) die zu „Fadenabschnitten" verjüngten, jetzt getrennten Sehzellen;
   c) die „Kernschicht der Sehzellen;
5. Füllmasse mit Füllzellkernen, die wir zwischen den Retinulae antreffen;
6. Augenkapsel oder Grenzmembran, die das ganze Auge umhüllt.

2. Lanceola und Vibilia.

Bei Lanceola Clausi finden wir das aus nur wenigen Einzelaugen bestehende, der Kristallkegel entbehrende [10]) Sehorgan als kleinen, schwarzen Fleck unterhalb der Antennae superiores in

10) Bei anderen Lanceola-Arten (z. B. L. Sayana) finden sich typisch ausgebildete, kurze Kristallkegel; bei der nahverwandten Gattung Scypholanceola andererseits fehlen diese Organe nicht nur, sondern ist die Retina in ein lichtreflektierendes Organ umgewandelt, das von Reflektoren umgeben ist. Wir finden also innerhalb der Lanceoliden eine sehr auffällige Mannigfaltigkeit im Bau der Augen. Ich verweise auf die Abbildungen bei Woltereck (l. c.) Taf. VIII.

den sogenannten „Kopfecken." Während wir bei den meisten Formen, so auch bei den Oxycephaliden und Vibilia ein Anschwellen des Nervus opticus zu einem Ganglion opticum konstatieren können, vermissen wir bei Lanceola Clausi ein abgesetztes Augenganglion, augenscheinlich im Zusammenhang mit der Rückbildung des Auges. Wir finden hier einen, im Verhältnis zu den Antennennerven ziemlich schwächlichen Nervenstrang, der direkt unterhalb des die ersten Antennen innervierenden Nerven entspringt (Textfig. 5 und 11). An seiner Ursprungsstelle finden wir eine größere Anhäufung der Rindenbelagszellen, wogegen die kleineren, reich granulierten Kerne fehlen, die CLAUS für das Augenganglion von Phronima festgestellt hat, und die auch ich bei Vibilia, Rhabdosoma und Oxycephalus vorfand. Der Augennerv verläuft bei dieser Lanceola-Art in einem Winkel von etwa 45° steil nach oben dem Auge zu, ohne in seinem Verlauf auch nur die geringste Anschwellung zu zeigen. Die Zahl der einzelnen Fazettenglieder mag sich auf etwa 10—15 belaufen, wenigstens ergab sich ungefähr diese Zahl aus der Anzahl der Sehzellen. Über die Ursprungsstelle des Augennerven bei Lanceola habe ich bereits bei der Beschreibung des zentralen Nervensystems berichtet. Nähere Details über das Verhältnis der Augen zum Gehirn können auch hier wegen der mangelhaften Erhaltung des Lanceola-Materials nicht gegeben werden.

Wesentlich günstiger liegen die Tatsachen für Vibilia: Frontalschnitte zeigen hier deutlich, daß ein eigentlicher Nervus opticus vollständig fehlt. An derselben Stelle, wo dieser bei Lanceola abzweigt, sehen wir das Vibilidenhirn sich stark vorwölben und ein verhältnismäßig gewaltiges Ganglion bilden. Dieses sitzt somit dem Gehirn direkt auf und ist nicht, wie etwa bei Phronima, durch einen kurzen Nervus opticus von ihm abgesetzt (Textfig. 16). Das Ganglion opticum bei Vibilia ist nicht vollkommen rund, sondern zeigt eine größere Anschwellung in seinem ventralen Teil.

Wie CLAUS für Phronima und STRAUSS für das Gammaridenauge nachgewiesen haben, bilden auch bei Vibilia die Nervenfibrillen des Gehirns bei ihrem Eintritt in das optische Ganglion ein Chiasma. Verhältnismäßig nicht groß gegenüber seinen Ganglion ist das eigentliche Auge, welches die gleiche Lage wie bei Lanceola aufweist, aber doch schon ohne Vergrößerung sehr gut als bräunlich-schwarzer Fleck zu erkennen ist. Die Sehzellen zeichnen sich durch ihre außerordentlich starke, bräunliche Pigmentierung aus, welche direkt hinter den kugeligen Kristallkegeln am

dichtesten ist. Jedem Einzelauge gehören fünf Sehzellen an, wie Vertikalschnitte (Textfig. 51) durch die demgemäß auch fünfteiligen Rhabdomeren dartun. Die Einzelaugen, deren etwa 35—45 auf das ganze Auge kommen, liegen äußerst dicht nebeneinander; zwischen ihnen finden wir nur hin und wieder die Kerne der sogenannten „Füllzellen". Wir würden also für Vibilia, was die Anordnung der Elemente des Auges betrifft, ein ähnliches Bild haben, wie es STRAUSS für Orchomenopsis Rossi entworfen hat: Den runden Kristallkegel umgeben fünf (bei Orchomenopsis Rossi vier) reichlich pigmentierte Sehzellen, die in ihrem weiteren Verlauf je ein fünf-(vier-) teiliges Rhabdomer umschließen und kurz vor ihrem Übertritt in das Ganglion opticum einen Sehzellkern aufweisen. Allerdings sind die Sehzellen bei Vibilia ganz wesentlich kürzer als die von Orchomenpsis Rossi.


Textfig. 51. Vibilia. Sehzellen im Querschnitt.

3. Rhabdosoma.

Weitaus komplizierter als bei Vibilia sind die Augen der Oxycephaliden gestaltet, insonderheit die von Rhabdosoma. Die Kompliziertheit wird dadurch bedingt, daß wir bei Rhabdosoma Doppelaugen antreffen, welche den Bau des optischen Ganglions wesentlich beeinflussen. Die Augen sind bei Rhabdosoma mächtig entwickelt und nehmen fast die ganze Kopfanschwellung ein. Auf der Dorsalseite stoßen sie vollständig zusammen, und auch auf der Ventralseite sind sie lediglich durch die lange Rinne, welche zur Aufnahme der zweiten Antennen bei den ♂♂ dient, getrennt. Jedes der beiden, je eine Seite der Kopfanschwellung in Anspruch nehmenden Augen, besteht aus einem kleineren und einem größeren Abschnitt (Textfig. 8). Der kleinere Teil liegt nach dem Munde zu und zieht sich auf der Ventralseite unter der größeren Hälfte entlang. Der mehr rostral gelegene, größere Teil des Doppelauges bedeckt die seitliche und die dorsale Fläche der Kopfanschwellung. Dabei schließen sich aber die beiden Teile des Auges so vollkommen aneinander, daß man eigentlich nur auf Schnitten den tatsächlichen Bau erkennen kann.

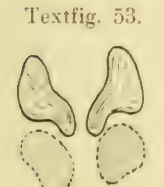
Soweit nun die Augenganglien in Frage kommen, haben wir sie schon bei der Besprechung des zentralen Nervensystems kennen gelernt (Textfig. 41). Sie liegen als lang ausgezogene Komplexe

vor den beiden Hirnhemisphären dicht nebeneinander: dabei sind sie ein klein wenig tiefer, d. h. mehr ventral gelagert als das Gehirn selbst. Schon im Bau und in der Anordnung der auch bei Rhabdosoma reichlich mit gelbbraunem Pigment ausgestatteten, die Rhabdomeren einschließenden Sehzellen, erkennen wir, daß das Auge zweigeteilt ist. Hierbei sei gleich bemerkt, daß dem Rhabdosoma-Einzelauge nicht fünf Sehzellen zukommen, wie dem Auge von Vibilia, sondern nur deren vier, wie Frontralschnitte (Textfig. 52) erkennen lassen. Die Sehzellen können wir bei Rhabdosoma in zwei Gruppen sondern. Beide stellen langausgezogene, leicht gebogene Komplexe dar, deren Lage die Textfig. 41 zeigt. Wir sehen da, daß die eine Gruppe von Sehzellen — und das ist diejenige, welche dem kleineren Teil des Doppelauges zugehört — dicht neben den beiden Augenganglien, an deren Längsseite, liegt; die andere, etwas größere Gruppe, welche auch dem größeren Teil des Doppelauges zukommt, liegt vor dem Ganglienpaar und wird von dessen rostralem Ende aus innerviert. Nur ganz lose hängen die beiden Sehzellengruppen miteinander zusammen. Wie eine kurze Serie von Vertikalschnitten (Textfig. 53 bis 55) zeigt, liegen die beiden Gruppen nicht in einer Ebene;

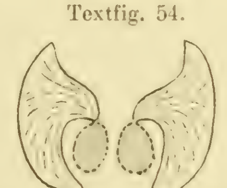


Textfig. 52. Rhabdosoma. Sehzellen im Querschnitt.

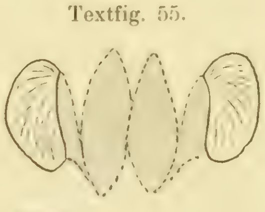
Textfig. 53.



Textfig. 54.



Textfig. 55.



Textfig. 53—55. Rhabdosoma. Augen.

vielmehr nimmt der Sehzellenkomplex für den größeren Teil des Auges eine mehr dorsale Lage gegenüber dem tiefer liegenden Komplex des kleineren Teils des Doppelauges ein. Dies wird leicht verständlich, wenn wir bedenken, daß das kleinere Auge besonders die Ventralseite der Kopfanschwellung in Anspruch nimmt, das größere Auge aber namentlich die Seiten und die Rückenfläche des Kopfes bedeckt. Die Textfig. 8 zeigt einen Sagittalschnitt durch ein schematisches Auge, Textfig. 41 das Bild, welches uns einen Blick von oben zeigt, ebenfalls etwas schematisiert.

Im Zusammenhang mit dem eigentümlichen Bau des Auges sind die „Nervenstäbe", um mit CLAUS zu sprechen, sehr verschieden lang. Gleich denen bei Phronima schwellen auch die Nervenstäbe von Rhabdosoma an der das Kristallkegelende aufnehmenden Seite an. Über die Verbindung der beiden Paare von Sehzellgruppen mit dem optischen Ganglion gilt folgendes:

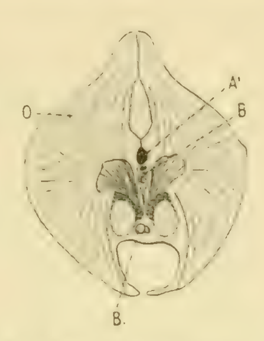
Betrachten wir zunächst den kleineren Komplex, der längs der Ganglien gelegen ist: Wir sehen da, wie der Vertikalseite, insonderheit der rostral gelegenen Ganglienhälfte, starke Nervenbänder entspringen, die steil nach oben verlaufen (Textfig. 37). An der Ursprungsstelle der Nervenfibrillen sind die Rindenbelagszellen sehr gehäuft. Unterhalb der sogenannten Membrana fenestrata, an der proximalen Grenze des Auges sind die länglich gestalteten und reichlich granulierten Kerne der Sehzellen in stattlicher Anzahl gelegen. Von hier aus erstrecken sich die Sehzellen fächerartig nach allen Richtungen, namentlich aber nach vorn.

Ein wenig komplizierter ist die Art und Weise, wie das Augenganglion mit dem vorderen, größeren Auge in Verbindung steht. Wir beobachten, wie ebenfalls der Ventralfläche des Ganglion opticum, und zwar seinen vordersten, am weitesten rostral gelegenen Ende gewaltige, bandförmige Züge von Nervenfibrillen entspringen, welche direkt nach vorn — in der Längsrichtung des Kopfes — ziehen. An ihrer Ursprungsstelle (Textfig. 41) finden wir die übliche Anhäufung gangliöser Rindenzellen, die ja fast stets auftritt, wo Nervenstämme abzweigen. Wie bereits erwähnt wurde, liegen die Sehzellengruppen für das vordere Augenpaar etwas mehr dorsal; die Nervenfibrillen, die sehr weit ventral entspringen, ziehen also unter, nicht neben den vorderen Sehzellgruppen hin. Sie biegen sodann ziemlich steil nach oben an die gefensterte Membran heran, um sich zu verbreitern und, je vier zusammen, die Retinulae zu bilden, deren äußerster Teil die vierteiligen Rhabdome umschließt. Vor der Membrana fenestrata liegen wieder in ziemlicher Menge die Sehzellkerne. Hinzugefügt sei noch, daß von dem fünften Rhabdomer auch nicht ein Rudiment festzustellen war.

4. Oxycephalus.

Schließlich haben wir nun noch die wesentlich einfacheren Verhältnisse des Oxycephalusauges zu betrachten: Weniger kompliziert gebaut ist das Auge schon insofern, als es ein einfaches, kein Doppelauge ist. Seine Gestalt ist oval, etwas rundlicher als

das Auge von Rhabdosoma. Wenn das Sehorgan auch bei Oxycephalus eine ziemliche Größe erreicht, ist es doch bei weitem nicht so groß wie das Rhabdosoma-Auge. Das macht sich schon bei oberflächlicher Beobachtung bemerkbar: Bei Rhabdosoma wurde fast die ganze Kopfanschwellung vom Auge bedeckt, bei Oxycephalus dagegen nur die seitlichen Partien; die Dorsalseite ist frei davon. Hier stoßen die Augen nicht zusammen wie bei Rhabdosoma. Auch auf die Ventralseite, die bei Oxycephalus ebenfalls zur Aufnahme der bei den ♂♂ fünfgliedrigen, zusammenlegbaren, zweiten Antennen eine tiefe Rinne aufweist, erstreckt sich das Auge nicht. Ebenso wie die Oberflächenausdehnung des Oxycephalus-Auges kleiner als die des Rhabdosoma Auges, ist auch das Volumen entsprechend geringer.



Textfig. 56. Vertikalschnitt durch den Kopf von Rhabdosoma.

Wenn wir die Textfig. 56 mit der Textfig. 36 vergleichen, so fällt uns auf, daß bei Rhabdosoma beinahe der ganze Innenraum der Kopfanschwellung vom Auge in Anspruch genommen wird. Nur verhältnismäßig wenig Platz bleibt für bindegewebige und nervöse Elemente übrig. Anders dagegen bei Oxycephalus: Hier wird der weitaus größte Teil des Kopfinnern von mächtig ausgebildeten Bluträumen erfüllt, und das Auge mehr auf den peripheren Teil der Kopfanschwellung beschränkt.

Wie in der äußeren Gestalt, so machen sich auch im histologischen Aufbau keine Unterschiede bemerkbar. Vor allen Dingen die Nervenfibrillen, welche das Auge versorgen, entspringen nicht den ventralen Partien der optischen Ganglien, sondern nehmen ihren Ursprung in der Hauptsache aus deren dorsalen, ein Teil aus den seitlichen Flächen. Sie sind nur sehr kurz und zeigen direkt vor der gefensterten Membran eine leichte Anschwellung, welche den Kern der Sehzelle enthält. Die Sehzellen liegen dicht gedrängt nebeneinander, und zeichnen sich durch ihre auffallend langgestreckte Gestalt vor den Rindenbelagszellen des Gehirns aus. Zwischen den Sehzellen, welche, abweichend von Rhabdosoma, in der normalen Fünfzahl je ein Rhabdom, bestehend aus fünf Rhabdomeren, umgeben, weisen zahlreiche, mittelgroße Kerne auf das Vorhandensein von Füllzellen hin.

Schließlich muß noch darauf aufmerksam gemacht werden, daß wir in den Sehzellen des Oxycephalusauges eine sehr viel weniger intensive Pigmentierung antreffen, wie bei Rhabdosoma.

VII. Blutgefäßsystem.

1. Allgemeines.

Bevor ich auf Einzelheiten eingehe, möchte ich einen kurzen Überblick über die Entwicklung unserer Kenntnisse vom Blutgefäßsystem der Amphipoden überhaupt geben. Der erste, welcher sich eingehend damit beschäftigt hat, ist ZENKER (1832). Er beschrieb den langgestreckten, dorsalen Herzschlauch und die Blutlakunen des Amphipodenkörpers. Nach ihm waren es FRITZ MÜLLER, G. O. SARS und WRZESNIOWSKI, die sich besonders mit diesem Kapitel beschäftigten. — Was wir speziell über das Blutgefäßsystem der Hyperinen wissen, verdanken wir fast ausschließlich CLAUS. Soweit diese CLAUSschen Befunde allgemeines Interesse für die von mir zu bearbeitenden Formen besitzen, seien sie deshalb in Kürze angeführt.

Ähnlich wie bei den Isopoden lassen sich auch bei den Amphipoden, speziell bei den Hyperiden zwei, resp. drei Arterienpaare nachweisen, die im dritten und vierten, resp. fünften Segment gelegen sind. Sie entspringen dicht unterhalb der entsprechenden seitlichen Spaltöffnungen an der ventralen Herzwand. Das Herz erstreckt sich fast stets vom Anfang des ersten bis etwa zur Mitte des sechsten Brustsegmentes. Die beiden Aorten können durch Taschenklappen verschlossen werden.

Was die Histologie des Herzens betrifft, so fand ich bei meinen Objekten das bekannte Verhalten. Das Herz ist auf seiner Innenseite mit Bindegewebe ausgekleidet, das an seinen langgestreckten Kernen leicht zu erkennen ist. Darum liegt eine Schicht von Muskelfasern und auf dieser endlich wieder eine strukturlose, sehr zarte Hülle, an der sich die zum Aufhängen dienenden Bindegewebsstränge inserieren.

2. Vibilia.

Betrachten wir nun zunächst das Blutgefäßsystem von Vibilia. (Über Lanceola ins Einzelne gehende Angaben zu machen bin ich aus den mehrfach erwähnten Gründen nicht imstande.)

Das Herz von Vibilia stellt einen zylindrischen Schlauch dar, der sich vom Anfang des ersten Segmentes bis fast ans Ende

des sechsten hinzieht, ohne sein Lumen zu verringern. Dorsal ist er mittels eines kurzen Bandes straff inseriert. Auch an den Segmentgrenzen finden wir keine wesentlichen Veränderungen des Herzlumens.

Das Herz setzt sich nach vorn in eine Aorta anterior und nach hinten in eine sehr rudimentäre Aorta posterior fort. Außerdem nehmen drei Paare von Arterien ihren Ursprung aus dem Vibilia-Herzen, und zwar im dritten, vierten und fünften Segment. Die Zahl der Ostienpaare, durch welche das von den Atmungsorganen zurückkehrende Blut in das Herz eintritt, beträgt bei Vibilia nur zwei, während das Normale drei Paare sind. Allerdings wird sogar mitunter die Zahl der Ostia venosa auf ein einziges Paar reduziert. Die Ostien aufzufinden ist äußerst mühsam; und es ist leicht verständlich, daß frühere Forscher sich täuschten und ungenauere Feststellungen machten. So gaben zum Beispiel FREY und LEUCKART für das Herz von Gammarus sieben Paare von Ostien an und G. O. SARS sechs Paare von Spaltöffnungen. FRITZ MÜLLER setzte dann für das Gammaridenherz die Zahl der Ostienpaare auf drei fest, die im zweiten, dritten und vierten Brustsegment gelegen sind. Mir gelang es am sichersten an Frontalschnitten ihr Vorhandensein festzustellen. Die Herzwand ist an den betreffenden Stellen unterbrochen und man sieht die beiden Klappen jedes Ostiums als dünne Häutchen in das Innere des Herzens hineinragen. So kann man mit Sicherheit feststellen, daß bei Vibilia zwei Ostienpaare vorhanden sind, die im dritten und vierten Thorakalsegment liegen.

Bei dieser Gelegenheit soll eine Mitteilung von BÉLA DÉZSO [11]) aus dem Jahre 1878 nicht unerwähnt bleiben. Er glaubt einen Zusammenhang der Kreislaufs- und respiratorischen Organe gefunden zu haben und behauptet folgendes: „Über diesen Zusammenhang lieferten meine Forschungen an der k. k. zoologischen Station in Triest folgende Endresultate: . . . 3. Bei Crustaceen, die ihre Kiemen unter der Thorakalschale beherbergen, kommen am Herzen so viele Paare von Spalten vor, wie viele Paare von Kiemen sich unter der Thorakalschale vorfinden." Daß diese, ohne jede Erläuterung und Begründung gegebene Mitteilung abzulehnen ist, geht aus der folgenden kleinen Zusammenstellung hervor:

---

11) „Über den Zusammenhang des Kreislaufs und respiratorischen Organe bei den Arthropoden." Zoolog. Anz., Bd. I, 1878.

	Zahl der Kiemenpaare	Zahl der Ostienpaare
Gammarus	6	3
Orchestia	5	3
Vibilia	6	2
Hyperia	5	2
Phronimopsis . . .	5	3
Paraphronima . . .	4	2
Scina	4	3
Platysceliden . . .	4	2

Wie mit den sechs Arterien, so tritt der Herzschlauch auch mit den beiden, arterielles Blut führenden Gefäßstämmen, der Aorta anterior und posterior, durch Ostien, die man als Ostia arteriosa bezeichnet, in Verbindung. Diese können gleichfalls durch Klappenvorrichtungen geschlossen werden. Während nur bei Laemodipoden und Gammarinen jede dieser arteriellen Ostien unpaar auftritt, hat Claus für Phronima nachgewiesen, daß jeder Aorta zwei Ostia arteriosa zukommen. Das gleiche Verhalten hat er für alle Hyperinen vermutet. Ich bin in der Lage, die Richtigkeit dieser Vermutung für Vibilia zu bestätigen. Nach Gerstaecker „scheint dieses mehr primitive Verhalten auf eine morphologische Gleichwertigkeit der arteriellen und venösen Ostien hinzuweisen und zu der Annahme zu berechtigen, daß auch unpaare arterielle Ostien nur durch eine mediane Verschmelzung terminal gelegener, venöser entstanden sind".

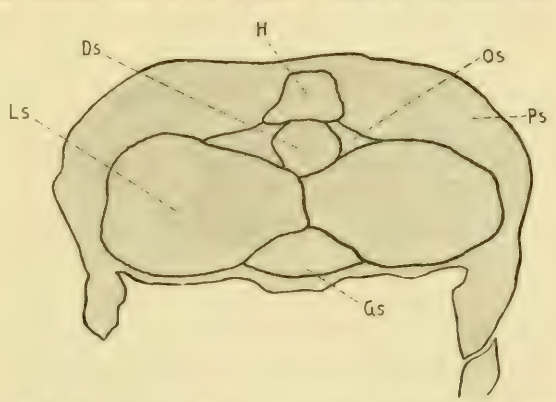
Was den Verlauf der beiden Aorten bei Vibilia anbelangt, so ist wenig über die Aorta posterior zu berichten. Sie ist außerordentlich kurz und teilt sich gleich hinter dem Herzen in zwei Äste, die ventralwärts verstreichen, dann aber, blind endend, unvermittelt aufhören. Die Aorta anterior biegt gleichfalls ein wenig der Ventralseite zu und verläuft dann dicht über dem Ösophagus in den Kopfbereich der Vibilia. Hier kann man sie in der Mitte über den beiden Hirnhemisphären bis sehr weit nach vorn verfolgen; plötzlich weitet sie sich, besonders in dorsoventraler Richtung bedeutend aus und nimmt den ganzen Raum zwischen Hirn und Scheiteldach für sich in Anspruch, eine mächtige Blutlakune bildend, in welche die vordere Arterie einmündet.

Einen ähnlichen Verlauf nehmen auch die drei Paare von Arterien, die sich an dem Darmrohr, Ovar und den Leberschläuchen ausbreiten und schließlich in zarte Bindegewebslamellen auslaufen, welche Blut führende Hohlräume umschließen. Derartiger, durch

feine Septen getrennter, aber stellenweise miteinander kommunizierender, Blut enthaltender Hohlräume können wir mehrere beobachten: Der Perikardialsinus (*Ps*), der, wie sein Name besagt, das Herz (*H*) umschließt, zwei Sinus, welche die beiden Leberschläuche umgeben (*Ls*) und zuletzt je einen kleinen um Darm (*Ds*), beide Ovarien (*Os*) und Ganglienkette (*Gs*) (Textfig. 57).

Claus bemerkt über diese, im Gegensatz zu den Lakunen wohl begrenzten Hohlräume, die er Periviszeralkanäle nennt: „Nicht in wandungslosen Lakunen der Leibeshöhle, sondern in wohlbegrenzten Kanälen, in welche die Leibeshöhle durch Bindegewebshäute geschieden wird, vollzieht sich der regelmäßige Kreislauf des Blutes, welches durch Löcher der bindegewebigen Scheidewände aus dem einen Kanalbezirk in den anderen an bestimmten Stellen übergeführt wird.“

Auf Grund meiner Befunde würde sich also für Vibilia folgender Kreislauf ergeben: Durch Kontraktion der muskulösen Herzwand wird das durch die zwei Paare venöser Ostien einströmende Blut teils in die Aorta anterior, teils in die sechs Arterien gepreßt. Erstere leitet die Blutflüssigkeit in den Kopf, wo sie schließlich in den Sinus des Kopfes, der mit den Bluträumen des Körpers in der angegebenen Weise in Verbindung steht, mündet; die sechs Arterien führen das Blut, sich reich ramifizierend, an die Organe des Rumpfes, um schließlich in den verschiedenen Sinus zu enden. Von diesen gelangt die Blutflüssigkeit durch Venen an die Respirationsorgane, wo sie neu mit Sauerstoff versorgt wird, um dann bei der Diastole des Herzens nach dem Perikardialsinus, der zu den Extremitäten an der Peripherie des Körpers entlang auslaufende Äste entsendet (Textfig. 57), und von da durch die Ostien ins Herz zu gelangen. Die Aorta posterior dürfte bei Vibilia für den Kreislauf kaum noch irgendwelche Bedeutung haben.



Textfig. 57. Vibilia arm. Schnitt durch die Blutlakunen des Rumpfes (schem.).

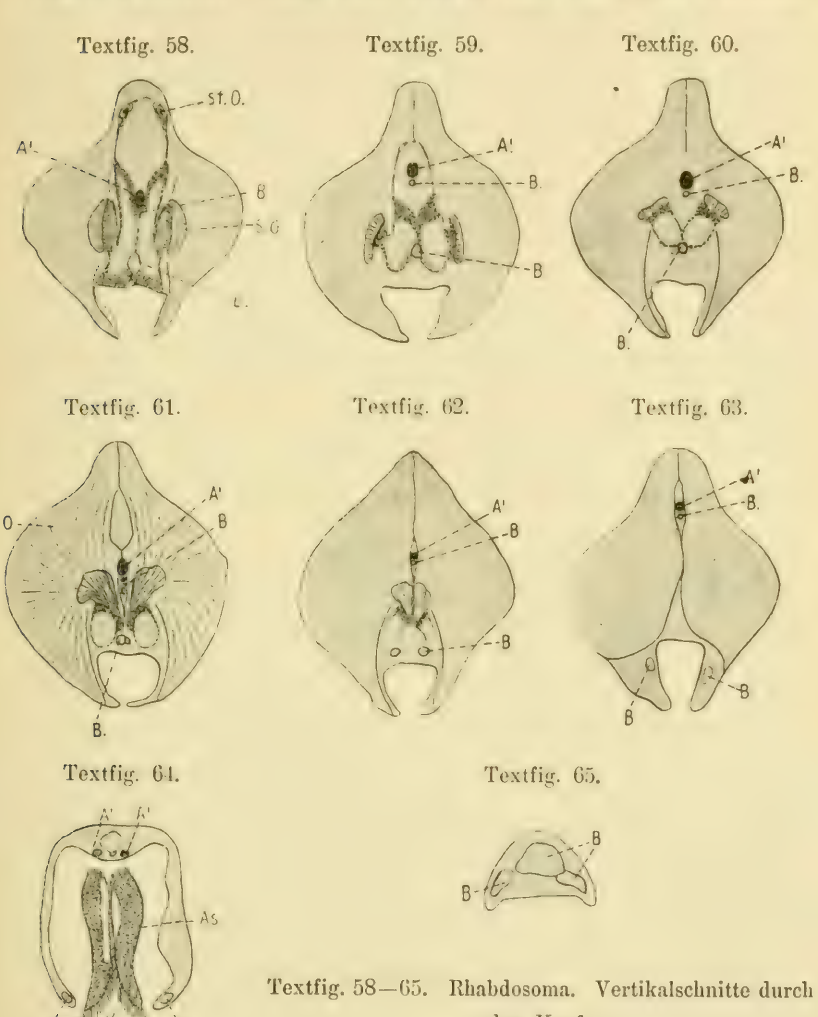
Weitaus komplizierter ist das Blutgefäßsystem der Oxycephaliden gebaut. Und zwar besonders kompliziert durch die Verzweigungen der Aorta anterior.

3. Rhabdosoma.

Trotz der langgestreckten Gestalt der Rhabdosomen, die wir zuerst besprechen wollen, ist deren Herz doch verhältnismäßig kürzer als z. B. das der Hyperinen. Es ist nach vorn zu verkürzt: die Aorta anterior beginnt bereits im zweiten Segment; kaudal reicht der Herzschlauch gleichfalls bis ins sechste Thorakalsegment hinein. Bei Rhabdosoma, wie überhaupt bei den Platysceliden finden wir ebenfalls nur zwei Ostia venosa vor, die im dritten und vierten Mittelleibssegment gelegen sind. Das dritte Paar, welches dem zweiten Thorakalsegment zukäme, vermissen wir hier. Die Zahl der vom Herzen abgehenden Arterien beträgt wie bei Vibilia drei; sie entspringen wie dort im dritten, vierten und fünften Segment. Da das Herz in jedem Segment durch ein Bindegewebsband am Integument fixiert ist, gewinnt die Dorsalfläche des Herzens eine gebuchtete Gestalt, indem stets an den Stellen, wo das Bindegewebsband ansetzt, die Wand des Herzens etwas emporgezogen wird. Die Form des schlauchförmigen, zentralen Blutgefäßes ist zylindrisch, im Querschnitt erscheint sie seitlich ein wenig komprimiert.

Die Aorta posterior ist im Gegensatz zu der von Vibilia außerordentlich lang; sie läßt sich bis weit in das Abdomen hinein verfolgen, bis sie endlich im Bauchsinus ausmündet. Gleich nach ihrem Austritt aus dem Herzen verringert sich ihr Lumen ganz beträchtlich und nimmt dann allmählich immer mehr ab, so daß sie an der Mündungsstelle stark verengt erscheint. Anders dagegen die Aorta anterior. Wie die Querschnittsserie durch den vorderen Teil eines Rhabdosoma (Textfig. 58—65) und die Rekonstruktion der Schlinge, welche die Aorta anterior zu Beginn der Kopfanschwellung bildet (Textfig. 66), zeigt, biegt sich das Blutgefäß nach seinem Austritt aus dem Herzen etwas ventralwärts, um dann direkt nach vorn zu verlaufen. Dabei zweigt ein Ast zwischen Mund und Hirn ab, der kaudal nach unten verstreicht, um im Bauchsinus zu münden. Bald nach dieser Abzweigung teilt sich die Aorta, läuft in einem Winkel von fast 90° nach unten, wo sie wieder rückwärts biegt, verschmilzt und als starkes Gefäß gleichfalls dem Bauchsinus zustrebt. Inzwischen aber hat sich von den beiden umbiegenden Ästen, wie die Text-

figur 66 zeigt, je ein Zweig abgegliedert. Beide Zweige verwachsen miteinander und ziehen vereint mitten zwischen den beiden Hirnhemisphären, die sich über und unter ihnen schließen, hindurch, wobei sich von ihnen noch ein kleiner, dorsal aufsteigender Gefäßstamm absondert. Dieser zieht anfangs dicht unter dem Antennen-



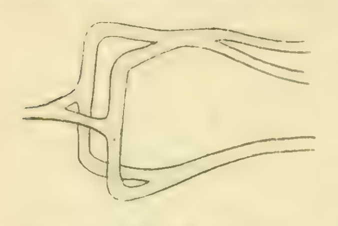
Textfig. 58. Textfig. 59. Textfig. 60. Textfig. 61. Textfig. 62. Textfig. 63. Textfig. 64. Textfig. 65.

Textfig. 58—65. Rhabdosoma. Vertikalschnitte durch den Kopf.

nerven, später zwischen dessen beiden Ästen der Spitze des Rostrums zu, wo er in der, den ganzen Kopf erfüllenden Lakune endet. Der Hauptstamm der Aorta biegt vor dem Hirn schräg nach unten und teilt sich alsbald in zwei Äste. Auch diese ziehen an der Außenseite des Rostrums dessen Spitze zu, wo sie eben-

falls in die Lakune münden. Wir treffen somit im vorderen Teil des Rostrums drei Äste der Aorta anterior an.

Diesem überaus komplizierten und merkwürdigen Verhalten der vorderen Aorta gegenüber läßt sich über den Verlauf der drei Arterienpaare nichts Neues berichten. Sie verzweigen sich reichlich, und die einzelnen Gefäßstämme legen sich an die Leberschläuche und den Darm an, um zuletzt in die große Bauchlakune einzustrahlen. Hierbei glaube ich insofern einen Unterschied von den Verhältnissen bei Vibilia gefunden zu haben, als ich bei Rhabdosoma nirgends die durch besondere Septen getrennten Sinus um Darm, Nervenstrang und Leberschläuche habe finden können. Außer dem mächtigen Perikardialsinus, der das Herz und weiterhin die Aorten umgibt, habe ich stets nur eine einzige, gewaltige Bauchlakune, ohne eigene Wandungen, entdecken können, die mit der den ganzen Kopf erfüllenden Kopflakune, in welcher die drei Äste der Aorta anterior enden, in direkter Verbindung steht.



Textfig. 66. Rhabdosoma. Blutgefäßschlinge.

4. Oxycephalus.

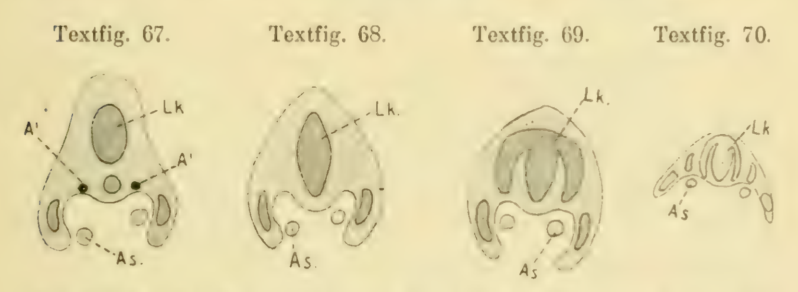
Noch eigentümlicher als bei Rhabdosoma ist das Blutgefäßsystem, speziell die Kopfaorta, bei Oxycephalus. Doch ehe wir diese betrachten, mögen erst einige Bemerkungen über die Anordnung des Herzens folgen:

Wie bei Rhabdosoma, so reicht auch bei Oxycephalus das Herz nach vorn nur bis zum zweiten Segment, wo bereits die Aorta anterior ansetzt. Nach hinten zu erstreckt es sich ebenfalls bis ins sechste Thorakalsegment. Auch was die Zahl der Ostien und Arterien anbetrifft, finden wir beim Oxycephalus-Herzen die gleichen Verhältnisse wie bei Rhabdosoma: Zwei Paare von Ostienspalten im dritten und vierten Mittelleibssegment lassen das Blut ins Herz zurücktreten, während drei Arterienpaare, die im dritten, vierten und fünften Brustsegment abzweigen, die Blutflüssigkeit dem Körper zuführen. In Form und Aufbau weicht der Herzschlauch nicht von dem der Rhabdosomen ab, doch zeichnet er sich vor diesen durch seine besonders kräftig entwickelte Wandungen aus, wie überhaupt alle Organe im Oxycephalus-Körper kräftiger und gedrungener gebaut sind als in dem länger getsreckten Körper von Rhabdosoma. Im Gegensatz zu der überaus

langen Aorta posterior, die wir bei Rhabdosoma sich weit ins Abdomen erstrecken sahen, vermissen wir bei Oxycephalus eine hintere Aorta überhaupt vollständig. Das Herz endet am kaudalen Ende blind. An seinem letzten Ausläufer inseriert ein Bindegewebsstrang, der dorsal ans Integument herantritt.

Die Aorta anterior dagegen zeichnet sich ähnlich, wie bei Rhabdosoma durch ihren eigentümlich komplizierten Bau innerhalb des Kopfbereiches aus. Im zweiten Thorakalsegment verengt sich das Herzlumen ziemlich schnell, um in die vordere Aorta überzugehen. Diese verläuft anfangs dicht über dem Darmtraktus und gabelt sich in zwei Äste, welche zu beiden Seiten des Hirns, dessen Bindegewebsscheide eng anliegend, verstreichen (Textfiguren 33, 34) und endlich von der Dorsalseite her zwischen die beiden Hemisphären eindringen. Zwischen diesen verlaufen sie eine Strecke weit getrennt, bis sie sich schließlich zu einem Gefäß vereinigen. Kurz vor dem Hirn senden sie einen Ast ab, der

Textfig. 67. Textfig. 68. Textfig. 69. Textfig. 70.

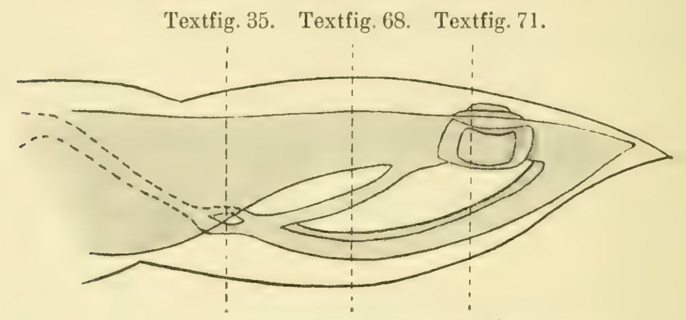


Textfig. 67—70. Vertikalschnitte durch das Rostrum von Oxycephalus.

ein wenig aufsteigt, während sich das Hauptgefäß wieder teilt und ventralwärts wendet. Hier verlaufen nun die beiden Gefäße rechts und links von der zur Aufnahme der zweiten Antennen dienenden Rinne nach vorn (Textfig. 67). Wir haben also in diesem Stadium, genau wie bei Rhabdosoma, drei Äste der Aorta anterior, welche alle drei in den eigenartig angelegten Blutsinus des Kopfes einströmen. Dieser, der mit dem Bauchsinus in Verbindung steht, stellt anfangs — über den beiden Augenganglien — einen in dorsoventraler Richtung langausgezogenen Schlauch dar, dessen Querschnitt nach dem Rostrum zu ovale Gestalt annimmt. Er nimmt zuerst den unpaaren Ast der Aorta anterior auf (Textfigur 68, 69). Weiter vorn spalten sich von dem Kopfsinus zweimal je zwei Bluträume ab, so daß wir zuletzt mit den zwei, ebenfalls in Sinus ausgelaufenen, paarigen Ästen der Aorta nicht weniger

als fünf, später sogar sieben nebeneinander liegende Bluträume haben, wie in Textfig. 69, 70 dargestellt ist. Textfig. 71 stellt eine Rekonstruktion der Verzweigungen der Aorta anterior im Kopf von Oxycephalus dar.

Gegenüber diesem eigenartigen Verhältnissen ist das Blutgefäßsystem im Rumpf auch bei Oxycephalus wieder ziemlich einfach. Im großen und ganzen gilt auch hier das von Rhabdosoma Gesagte. Wir sehen die drei Arterienpaare sich reich ver-



Textfig. 71. Ocycephalus. Bluträume des Kopfes.

zweigen und ihre Äste an die Leberschläuche und den Darm sich anschmiegen. Desgleichen vermissen wir die fest umgrenzten Blutsinus, wie wir sie bei Vibilia fanden. Außer dem Perikardialsinus, der auch das Oxycephalen-Herz umschließt, konnte ich, wie für Rhabdosoma, nur eine einzige ungeteilte Blutlakune konstatieren, in welcher die Organe eingebettet sind. Diese Bauchlakune steht, wie schon angedeutet, in direkter Verbindung mit dem Blutraum des Kopfes.

Leipzig, Februar 1913.

VIII. Literaturverzeichnis.

1859. Bruzelius, „Beitrag zur Kenntnis des inneren Baues der Amphipoden“ (übers. von Creplin). Archiv f. Naturgeschichte, Bd. XXV.

1889. Chun, „Bericht über eine nach den Kanarischen Inseln im Winter 1887/88 ausgeführten Reise.“ Sitzungsber. der Königl. preuß. Akademie der Wiss. zu Berlin.

1889. Ders., „Über die Amphipoden-Familie der Scinidae.“ Zool. Anz., Bd. XII.

1889. Ders., „Das Männchen der Phronima sed. nebst Bemerkungen über die Phronima-Arten.“ Atlantis, Zoologica.

1863. Claus, „Bemerkungen üb. Phronima sed. Forsk. u. elongata nov. spec.“ Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XII.

1872. Ders., „Untersuchungen über den Bau und die Verwandtschaft der Hyperiden.“ Nachr. v. d. Königl. Gesellsch. d. Wiss. zu Göttingen.

Ders., „Zur Naturgeschichte der Phronima sed. Forsk.“ Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. XXII.

1878. Ders., „Über das Herz und Gefäßsystem der Hyperiden.“ Zool. Anz., Bd. I.

1879. Ders., „Der Organismus der Phronimiden.“ Arb. a. d. zool. Inst. Wien, Bd. II.

1879. Ders., Die Gattungen und Arten der Platyceliden.“ Arb. a. d. zool. Inst. Wien, Bd. II.

1887. Ders., „Die Platyceliden“, Wien.

1881. Delage, „Contribution à l'étude de l'appareil circulatoir des crustacés édriophthalmes marins.“ Arch. Zool. Exper. et Gen., Vol. IX., Paris.

1878. Dézso, „Über den Zusammenhang des Kreislaufs und respiratorischen Organe bei den Arthropoden.“ Zool. Anz., Bd. I.

1870. Dohrn, „Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden.“ Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. IX.

1775. Forskål, „Descriptiones animalium in itinere orientali observ.: Hanniae (Cancer sedentarius).“

1847. Frey u. Leuckart, „Beiträge zur Kenntnis der wirbellosen Tiere; Amphipoden.“ Braunschweig.

1896. Garbowsky, „Hyperienartige Amphipoden des Mittelmeeres.“ Berichte der Kommission für Tiefseeforschung, Bd. XX; Zool. Ergebn., Bd. IX, S. M. S. „Pola“ 90/94. Wien.
1896. Ders., „Phyletische Deutung der Lithobiusformen.“ Zool. Jahrbücher, Spengel, Bd. IX, System. Abt. Jena.
1896. Gerstaecker, „Isopoda. Amphipoda.“ Bronn, „Klassen des Tierreichs“, Bd. V, 2.
1898. Holmgreen, Zum Aufsatze W. Schreibefs: Noch ein Wort über das peripherische sensible Nervensystem bei den Crustaceen.“ Anat. Anz., Bd. XIV.
1902. Korschelt u. Heider, „Vergl. Entwicklungsgesch. der wirbellosen Tiere.“ Jena.
1803. Latreille, „Histoire naturelle des crustacés.“ Bd. III.
1855. Leydig, „Zum feineren Bau der Arthropoden.“ Archiv für Anatomie u. Physiologie. Berlin.
1864. Ders., „Vom Bau des tierischen Körpers.“ Handb. d. vergl. Anat. Tübingen.
1878. Ders., „Über Amphipoden und Isopoden.“ Zeitschr. f. wiss. Zool., Suppl.-Bd. XXX.
1879. Ders., „Über Amphipoden: anatom. u. zool. Bemerkungen.“ Zeitschr. f. wiss. Zool., Suppl.-Bd. XXX.
1827. Milne Edwards et V. Audouin, „Recherches anatomiques et physiologiques sur la circulation dans les Crustacés.“ Ann. des sc. nat., 1[re] série, t. XI, 2[e] partie; Anatomie. Crustacés, Isopodes.
1840. Ders., „Histoire naturelle des crustacés.“ Bd. III. Paris.
1909. Minkiewicz, „Bulletin de l’institut océanographique.“ Monaco.
1864. Fr. Müller, „Für Darwin.“ Leipzig.
1897. Nusbaum u. Schreiber, „Beitrag zur Kenntnis des peripherischen Nervensystems bei den Crustaceen.“ Biolog. Zentralbl., Bd. XVII, Nr. 17.
1861. Pagenstecher, „Phronima sed.; ein Beitrag zur Anatomie und Physiologie dieses Krebses.“ Archiv f. Naturgeschichte, Bd. I.
1816. Risso, „Histoire des crustacés des environs de Nice.“ Paris.
1898. Schreiber, „Noch ein Wort über das peripherische Nervensystem bei den Crustaceen.“ Anat. Anz., Bd. XIV.
1863/68. Spence, Bate and Westwood, „History of the British Sessile Eyed Crustacea.“ Bd. I u. II.
1906. Stebbing, „Amphipoden I.“ Berlin. („Das Tierreich“ von E. Schulze, 21. Lief.).
1909. Strauss, „Das Gammaridenauge.“ Wiss. Ergebn. d. D. T.-E. 1898/99, Bd. XXII.
1878/79. Streets Thomas H., „Pelagic Amphipoda. Proceedings of the Academy of natural Sciences of Philadelphia.“ Philadelphia.
1888. Thomson and Murray, „Report on the Scientific Results of the Exploring Voyage of H. M. S. ›Challenger‹ 1873/76. »Amphipoda«“ Zoology, Vol. XXIX, 1, 2.

1900. VESTER, „Beiträge zur Kenntnis der Gattung Phronimopsis."
1901. VOSSELER, „Die Amphipoden der Planktonexpedition; Hyperiden."
1903. WOLTERECK, „Bemerk. zu den Amph. Hyperiidea der D. T.-E." Zool. Anz., Bd. XXVI.
1904. Ders., „Zweite Mitteilung über die Hyperiidea der D. T.-E." Zool. Anz., Bd. XXVII.
1904. Ders., „Dritte Mitteilung über die Hyperiidea der D. T.-E." Zool. Anz., Bd. XXVII.
1904. Ders., „Erste Notiz über die Amphipoden der D. Sp.-E." Zool. Anz., Bd. XXVII.
1905. Ders., „Vierte Mitteilung über die Hyperiidea der D. T.-E." Zool. Anz., Bd. XXIX.
1906. Ders., „Fünfte Mitteilung über die Hyperiidea der D. T.-E." Zool. Anz., Bd. XXX.
1906. Ders., „Weitere Mitteilungen über die Hyperiidea der Valdivia- u. Gauß-Expedition." Zool. Anz., Bd. XXX.
1909. Ders., „Bulletin of the Museum of Comparative Zoology; XVIII. Amphipoda." Cambridge.
1876. WRZESNIOWSKI, „Protokolle der Sitzungen der Sektion für Zoologie und vergleichende Anatomie der V. Versammlung russischer Naturforscher und Ärzte in Warschau, Sept. 1876." Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXVIII.
1879. Ders., „Vorläufige Mitteilungen über einige Amphipoden." Zool. Anz., Bd. II.
1832. ZENKER, „De gammari pulicis historia naturali atque sanguinis circuitu commentatio." Jena.

IX. Erklärung der Figuren.

A.' Nerv zu den ersten Antennen.
A.'' Nerv zu den zweiten Antennen.
As. vordere Antenne.
B. Blutgefäße.
Bk. Bindegewebskern.
Bl. Bindegewebsligament.
D. Darm.
Go. Ganglion opticum.
H. Herz.
L. Blutlakune.
Lk. Blutlakune des Kopfes.
Ls. Leberschlauch.
m. Ps. Lager molekularer Punktsubstanz.
N. Nerv, welcher der Schlundkommissur entspringt.
Nf. Nervenfibrillen.
O. Augen.
O.' Größere Augenhälfte.
O.'' Kleinere Augenhälfte.
Oes. Ösophagus.
O. N. Augennerv.
Ov. Ovar.
Rb. Rindenbelagszelle d. Hirns.
Rz. Riesenzellen.
S. Speicheldrüse.
S. G.' Sehzellgruppe der *O.'*
S. G.'' Sehzellgruppe der *O.''*
Sh. Sinneshärchen.
Sp. Zelle a. d. Sinnespolster.
St. Statolith.
st. O. Statisches Organ.
T. Hoden.

Zur Anatomie des Haubenhuhnkopfes.

Von

Friedrich Neumann aus Zürich.

Mit Tafel III und 42 Figuren im Text.

Einleitung.

Vorliegende Arbeit wurde im zoologischen Laboratorium der Universität Zürich unter Leitung von Herrn Prof. Dr. LANG unternommen. Als Material dienten Hauben- und Italienerhühner, mit welchen Herr Prof. LANG Kreuzungsversuche anstellte. Leider konnten diese Versuche nicht zu Ende geführt werden, da die Tiere unter den ungünstigen Lebensbedingungen, denen sie ausgesetzt waren, nicht recht gedeihen wollten; aus Raummangel konnte ihnen kein Freilauf gewährt werden. Dennoch scheinen mir meine Befunde über die Haubenhühner der Veröffentlichung wert zu sein, da sie in manchen Punkten von den Untersuchungen stark abweichen, die v. HANSEMANN in den Jahren 1909 und 1911 und B. KLATT in den Jahren 1910 und 1911 veröffentlichten.

Die eine der beiden zur Kreuzung benutzten Rassen war die zu den Haubenhühnern gehörende Houdanrasse[1]. Es sind dies große und kräftig gebaute Fleischhühner mit schwarz-weiß gesprenkeltem Federkleid. Besonders auffallend an ihnen ist der mächtige Federbusch, die Haube, die den Kopf ziert. Der davorliegende Kamm ist bei den Hennen sehr stark reduziert; bei den Hähnen ist die Reduktion geringer, so daß der Kamm oft doch eine recht ansehnliche Größe erreicht. Es ist ein sogenannter Schmetterlingskamm, bestehend aus einem mittleren, wenig hervortretenden Stück — dem Rumpf des Schmetterlings — und zwei seitlichen Lappen — den Flügeln. Als äußerlich erkennbares wichtiges Rassenmerkmal kommt ferner eine Erhöhung des Schädels im Gebiete der Frontalia in Betracht, die man beim Abtasten mit aller Deutlichkeit unter dem Federbüschel erkennen

1) Die Tiere wurden von Herrn Otten in Hameln bezogen.

kann. Man wird vermuten, daß dieser besonderen Schädelform auch ein morphologisch entsprechend anderes Gehirn innewohne.

Zuweilen finden sich unter dem Kamm große, mit seröser Flüssigkeit gefüllte Blasen, deren Bedeutung mir ganz unbekannt ist. Sie wurden schon von HAGENBACH beschrieben, und auch KLATT fand sie — nach mündlicher Mitteilung — bei mehreren Exemplaren. Ich konnte sie nur in zwei Fällen feststellen.

Ein weiteres eigentümliches Rassemerkmal ist das der Hyperdactylie: alle Houdans besitzen statt vier Zehen deren fünf, also eine Extrazehe.

Die zur Untersuchung gelangten Houdans trugen sämtliche Rassemerkmale in ausgeprägtester Form: ob es sich jedoch um züchterisch reinrassige Tiere handelt, kann ich nicht mit Bestimmtheit behaupten, da die Rasseprüfung nicht zu Ende geführt werden konnte. Ich erhielt durch Reinzucht nur eine Tochtergeneration, deren Vertreter allerdings alle oben erwähnten Rassemerkmale trugen.

Um Verwechslungen vorzubeugen, möchte ich bemerken, daß ich im folgenden unter der Bezeichnung „Haube" immer nur die die Frontalia und Parietalia überziehende Kopfhaut und ihre mächtig entwickelten Haubenfedern verstehe, dagegen niemals die knöcherne Erhöhung des Schädels. Letztere werde ich vielmehr immer als solche bezeichnen. Den Ausdruck „Gehirnhernie" werde ich ganz vermeiden, da es sich, wie schon v. HANSEMANN nachgewiesen hat, bei den Houdans nicht um eine Hernienbildung des Gehirns (Exencephalocele) handelt, sondern um eine besondere Ausgestaltung der Form, wie sie für die Haubenhühner typisch zu sein scheint. Ich werde also immer von der Gehirnform der Houdans sprechen.

Die andere zur Kreuzung gelangte Rasse war die der Italiener[1]). Es sind dies die gewöhnlichen Legehühner, die man auf fast jedem Bauernhofe sieht. Für uns ist wichtig, daß ihnen alle jene Charakteristika fehlen, die wir für die Houdans aufgezählt haben. Sie sind mit keiner Haube geschmückt, sondern tragen kleine kurze Federn auf dem Kopf; sie besitzen keine Schädelerhöhung und nicht die spezielle Gehirnform der Haubenhühner, sondern die gewöhnliche, allen übrigen Hühnerrassen zu-

1) Sie wurden von Herrn Wirth, Rohrbach, Kt. Bern, bezogen. Bruteier für embryologisches Material wurden von A. Walder, Walchwil a. Zugersee, bezogen.

kommende Form. Auch haben sie keinen Schmetterlingskamm, sondern einen einfachen Zackenkamm.

Da wir uns mit der Anatomie des Kopfes beschäftigen wollen, genügen diese wenigen Angaben.

Es erübrigen noch einige allgemeine Bemerkungen über die Bastarde, die F_1-Generation.

Da ich erst im Sommer mit der künstlichen Bebrütung beginnen konnte, so hatten die jungen Tiere im folgenden Winter in noch zartem Alter unter großer Kälte zu leiden. Infolgedessen erkrankten viele von ihnen und mußten abgetan werden, andere überstanden den Winter zwar, kamen jedoch im Frühling und den ganzen Sommer hindurch nie zum Eierlegen. Durch diese mißlichen Umstände wurde mein sowieso nicht reichliches Material ein ziemlich beschränktes, besonders an ausgewachsenen Bastarden. Reichlicher war dasselbe an Küken, die beim Ausschlüpfen starben.

Die ausgewachsenen Bastarde zeichneten sich, wie die Houdans, alle durch eine Haube aus. Bei keinem Exemplar erreichte diese die Größe der Houdanhaube, immerhin war sie überall ausgesprochen vorhanden. Die Haubenfedern waren nicht so groß und standen auch wohl nicht so dicht beieinander. Der Kamm zeigte ein ganz anderes Aussehen, er hatte die Form eines **Y**, wobei der Einschnitt bald tiefer, bald weniger tief ging.

Auf die Verhältnisse des Schädels und des Gehirnes werde ich in den betreffenden Kapiteln eingehender zu sprechen kommen.

Technik.

Das zu mikroskopischer Untersuchung gelangte Material wurde durchweg mit Sublimat-Eisessig fixiert und in Schnittserien von 10—20 μ Dicke zerlegt. Die Präparate junger Embryonen wurden mit Hämatoxylin und dem Indigkarmin-Pikrinsäuregemisch nach CALLEJA gefärbt, bei älteren trat noch das Bismarckbraun hinzu, welches das Knorpelgewebe vorteilhaft hervorhebt und dem ganzen Bilde schon makroskopisch eine größere Übersichtlichkeit verleiht.

Sämtliche Zeichnungen wurden mit Hilfe des ABBEschen Zeichnungsapparates angefertigt (mit Ausnahme der Schemata).

Auf eine recht bequeme Weise ist es mir gelungen, bei Kücken die Ausdehnung der Lateralventrikel des Großhirns zu ermitteln, und so festzustellen, ob ein Hydrocephalus vorliegt oder

nicht. Die Schnittmethode wäre hierzu viel zu umständlich gewesen, da die Ventrikel sich nicht nur nach einer Richtung ausdehnen. Ich wäre daher bei einer jeden Serie auf eine genaue und überaus zeitraubende Rekonstruktion des Ventrikels angewiesen gewesen.

Um Fehlerquellen, die durch verschiedenartige Behandlung der einzelnen Objekte — einige Fixationsmittel z. B. wirken mehr, andere weniger schrumpfend — auszuschalten, wurden alle Objekte einheitlich behandelt. Die Kükenschädel wurden in Formol fixiert, nachdem zuvor die Haut abgezogen und die Augen entfernt waren. Hiernach kamen sie durch die Alkoholreihe bis in Xylol, wo sie so gut aufhellten, daß man die Grenzen der Ventrikel mit aller Deutlichkeit wahrnehmen konnte. Mittels einer gewöhnlichen Subkutanspritze wurde hierauf Woodsches Metall in den einen der Seitenventrikel injiziert. Wenn nach etwelcher Übung diese Injektion einigermaßen rasch ausgeführt werden kann, so füllen sich sämtliche Hohlräume des Gehirnes und das überschüssige Metall tritt hinten an der Medulla oblongata aus. Ein Vorwärmen des Objektes ist nicht nötig. Um daraus entstehende Schrumpfungen zu vermeiden, habe ich es unterlassen. Jedoch ist sehr darauf zu achten, daß die Kanüle bei der Einführung in den Ventrikel sehr heiß sei, da sie sich bei Berührung mit dem kalten Schädel rasch abkühlt, worauf das Metall in ihr erstarrt und eine Injektion unmöglich wird. Ist eine Injektion mißlungen, so fällt ein zweites Injizieren am selben Objekt meistens nur sehr mangelhaft aus. Solche Präparate sind natürlich ganz unbrauchbar. Um durch hohe Temperaturen erzeugte Formveränderungen der Präparate zu vermeiden, habe ich das Metall nur sehr wenig wärmer als Schmelztemperatur (71 °) angewandt.

Häufig blieb nach der Injektion der Ventrikel noch ein sichtbarer Hohlraum bestehen, der einen Hydrocephalus externus darstellte. Dieser konnte dann durch eine besondere Injektion ausgefüllt werden. War er dagegen bei Einführung der Kanüle zur Ventrikelinjektion durchstochen worden, so wurde er oft gleichzeitig mitausgefüllt. Ein solcher Ausguß eines Hydrocephalus externus ließ sich später immer leicht von dem der Lateralventrikel unterscheiden und abtrennen. Beide Ausgüsse hingen nur an der Einstichstelle zusammen, waren aber im übrigen durch Hirnwand und Pia mater cerebri vollkommen getrennt.

Wenn sich die Hohlräume auch bei der Injektion etwas ausdehnen, so ist die immerhin kleine Fehlerquelle zum Vergleich

der Ausgüsse untereinander nicht hinderlich, da ja alle Ausgüsse denselben Fehler aufweisen.

Nach dem Abkühlen wurden die Ausgüsse sofort sehr sorgfältig herauspräpariert, wobei besonders darauf geachtet wurde, ob die Hohlräume auch vollkommen ausgefüllt waren. Mangelhafte Ausgüsse wurden bei der weiteren Untersuchung ausgeschieden.

Bei der Injektion der Blutgefäße, welche mit einer Spritze nach P. Bartels-Königsberg, ausgeführt wurde, bediente ich mich einer sehr einfach und bequem herzustellenden, allerdings nur für makroskopische Präparate brauchbaren Masse. Je ein Teil Mennige und Zinnober wurden gut vermengt und mit zwei Teilen weißem Wachs auf dem Wasserbade zusammengeschmolzen. Dann wurde Terpentin hinzugefügt, bis die Masse bei nicht zu hoher Temperatur noch flüssig war, worauf sie sogleich angewendet werden konnte.

Man kann die Mischung unbegrenzt lange aufbewahren, nur muß vor jedem Gebrauch wieder entsprechend Terpentin hinzugefügt werden.

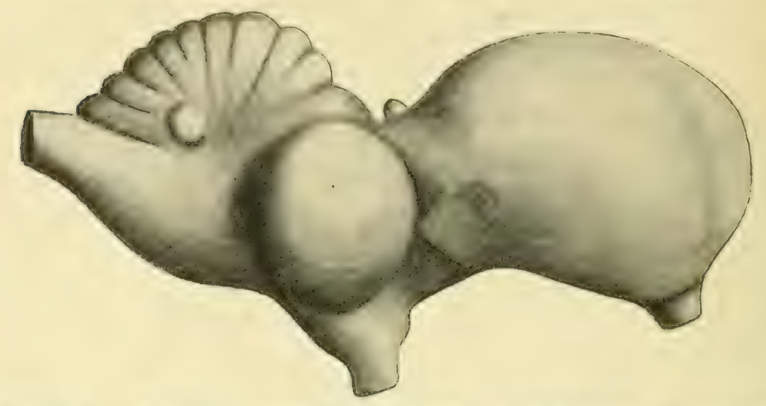
Die Injektion der Kopfarterien geschah von der Carotis communis aus.

Das Gehirn.

Das Gehirn der Haubenhühner (Textfig. 1—3) unterscheidet sich wesentlich von dem der Italiener. Es ist, dem mächtigeren Körper der Houdans entsprechend, etwas größer und fällt besonders durch sein anders geformtes Großhirn auf. Mit einem dünnen Halse setzt dieses am Zwischen- und Mittelhirn an, um nach vorne zu gewaltig anzuschwellen. Seine größte Dicke erreicht es ganz vorne. Von der großen Gehirnmasse wird der Lobus olfactorius vollständig überwölbt, so daß er nicht der am meisten rostral gelegene Gehirnteil ist, im Gegensatz zu allen übrigen Vogelgehirnen. Sehr auffällig ist auch die starke Asymmetrie der Großhirnhemisphären.

Bei der Italienerrasse (Textfig. 4—6) haben wir total andere Verhältnisse. Die Form des von der Dorsalseite aus betrachteten Großhirns ist früher schon häufig sehr treffend mit dem Kartenspielherz verglichen worden. Die Hauptmasse des Großhirns liegt hinten, an seinem kaudalen Ende. Nach vorne

zu nimmt es an Umfang ab und sein vorderster Punkt wird — im Gegensatz zum Houdan — vom Lobus olfactorius gebildet.



Textfig. 1. Das Gehirn eines Houdan von der Seite gesehen. (Natürliche Länge 35 mm.)

Textfig. 2. Dasselbe Gehirn von oben gesehen.

Textfig. 3. Dasselbe Gehirn von unten gesehen.

Auch am Mittelhirn, dem bei den Vögeln so mächtig entwickelten Lobus opticus, sind starke Differenzen zwischen

Houdans und Italienern vorhanden. Das Mittelhirn der letzteren scheint etwas zusammengedrückt, dasjenige der Houdans dagegen ist rundlich; Großhirn und Lobus opticus berühren sich hier nicht, wie es beim Italiener der Fall ist.



Textfig. 4. Das Gehirn eines Italieners, von der Seite gesehen. (Natürliche Länge 26 mm.)

Im allgemeinen neigen die Bastarde im Gehirnbau entweder dem Typus des Italienergehirns oder dem des Houdangehirns zu. Formen, die zwischen beiden vollkommen die Mitte hielten, habe ich nie gefunden.

Worauf beruhen nun die Unterschiede an den Großhirnen der Houdans und Italiener? Es sind darüber schon ganz verschiedene Ansichten geäußert worden. HAGENBACH glaubte es bei den Haubenhühnern mit einem „sich der Hemicephalie annähernden Zustand“ zu tun zu haben. VIRCHOW deutete die speziellen Verhältnisse der Haubenhühner ebenfalls als etwas durchaus Pathologisches, als eine Exencephalocele. Diese Ansicht blieb unangefochten, bis v. HANSEMANN[1]) dem entgegentrat und mit Recht betonte, daß der Schädel der Haubenhühner das Vorder-



Textfig. 5. Dasselbe Gehirn wie Textfig. 4, von oben gesehen.

1) Deszendenz und Pathologie, 1909, p. 275.

hirn vollkommen umschließe, was bei einer Exencephalocele niemals der Fall sei. Nachdem er so die Annahme HAGENBACHS und VIRCHOWS widerlegt hatte, stellte er folgenden Satz auf: „Diese Hühner haben eine besonders entwickelte Schädelform[1]). Der vordere Abschnitt entwickelt sich zu einem blasig aufgetriebenen Hohlraum, der das Vorderhirn aufnimmt, während Mittel- und Nachhirn weit nach hinten gezogen sind. Es handelt sich um eine starke Dolichocephalie mit besonderer Entwicklung des Stirnteils.“ v. HANSEMANN sagt also hier, die Schädelkapsel habe bei den Haubenhühnern eine besondere Form angenommen, und diesen Verhältnissen habe sich das Gehirn anpassen müssen, damit die Hohlräume des Schädels richtig ausgefüllt würden.



Textfig. 6. Dasselbe Gehirn wie Textfig. 4, von unten gesehen.

Mit einer solchen Ansicht wird v. HANSEMANN wohl immer alleinstehen, da man doch allgemein annimmt, daß sich die Form der Schädelkapsel nach der Form des Gehirns richtet und nicht umgekehrt. In seiner späteren Veröffentlichung über die Haubenhühner hat er auch seinen diesbezüglichen Standpunkt geändert. Er sagt dort[2]): „Der einzige[3]) Unterschied, der auch schon in dieser früheren Entwicklungsperiode[4]) vorhanden ist zwischen Haubenhühnern und anderen Rassen, ist der, daß das Mittel-

1) Im Original nicht gesperrt.

2) Sitz.-Ber. d. Ges. Naturforsch. Freunde, Berlin 1911, H. 1, p. 25.

3) Im Original nicht gesperrt.

4) Gemeint sind ganz junge Embryonen im Alter von wenigen Tagen, wo die Schädeldecke noch gar nicht ausgebildet ist.

hirn sehr in die Länge gezogen ist[1]) und dadurch das Vorderhirn von dem Nachhirn sich stark entfernt", und weiter in dem gleichen Aufsatz[2]): „Ich muß also bei meiner früher geäußerten Anschauung, daß es sich um eine extreme Dolichocephalie handelt, die ganz besonders auf eine Verlängerung des Mittelhirnes zurückzuführen ist, bestehen bleiben."

Das einzige, was diese beiden Äußerungen v. HANSEMANNS gemeinsam haben, ist der Name „Dolichocephalie". Während er früher sagte, durch die Schädelform werden Mittel- und Nachhirn weit nach hinten gezogen, heißt es jetzt, eine Längsstreckung des Mittelhirns bedinge die Schädelform der Haubenhühner. Das wesentliche an dieser zweiten Ansicht v. HANSEMANNS aber ist, wie mir scheint, nicht das, was er besonders betont: die Dolichocephalie des Haubenhuhnschädels, sondern die von ihm erwähnte Streckung des Mittelhirns.

v. HANSEMANN tritt hiermit gleichzeitig einer weiteren Deutung der Haubenhuhngehirnform entgegen, welche KLATT in seinen Publikationen ausgesprochen hat. KLATT versucht alle Veränderungen an dem Haubenhuhngehirn nur durch das Vorhandensein eines Hydrocephalus internus zu erklären.

Vor einiger Zeit hat auch DUERST dieselbe Ansicht in einem Vortrage ausgesprochen[3]). Bei dieser Gelegenheit gab er eine schematische Abbildung, die verschiedene Unrichtigkeiten enthält.

Wer von diesen Autoren hat nun recht?

Wir wollen zunächst die Frage der Hydrocephalie näher prüfen.

Es ist wahr, daß die meisten Houdans einen Hydrocephalus besitzen, aber eben doch nicht alle. Und diese wenigen ohne Hydrocephalus haben im Prinzip genau die gleiche Gehirnform wie die hydrocephalischen Houdans. Ich habe daher auch mit Absicht den Houdangehirnabbildungen (Textfig. 1—3) ein Exemplar mit normalem Ventrikel zugrunde gelegt.

Es kommt bei den Houdans ein Hydrocephalus internus wie externus vor, also eine größere Ansammlung von Flüssigkeit innerhalb der Gehirnventrikel sowohl als auch zwischen der Dura und Pia mater cerebri. Am häufigsten sind die Fälle, wo nur

---

1) Im Original nicht gesperrt.

2) Sitz.-Ber. d. Ges. Naturforsch. Freunde, Berlin 1911, H. 1, p. 28.

3) DUERST stützt sich in seinen Angaben auf KRAUTWALD, FR., Die Haube der Enten und Hühner, ihre Ursache, Entstehung und Vererbung. Inaug.-Diss., Bern 1910. — Eine Arbeit, die gar nicht erschienen ist.

ein Hydrocephalus internus vorhanden ist. Bei erwachsenen Tieren ist ein solcher durch das Anschneiden des Gehirns sehr leicht festzustellen, da ein normaler Ventrikel fast gar keine Volumenausdehnung besitzt; seine Wände liegen einander dicht an. Schwieriger ist die Unterscheidung bei eben aus dem Ei geschlüpften Küken, da in diesem Alter der Ventrikel noch einen verhältnismäßig voluminösen Hohlraum darstellt. In der schon angegebenen Weise gelang es mir, bei diesen Tieren eine größere Anzahl von Ventrikelausgüssen mit Woodschem Metall herzustellen, welche sehr gut geeignet sind, Form und Ausdehnung des normalen und hydrocephalischen Ventrikels, wie auch des Hydrocephalus externus darzustellen.

Der normale Großhirnventrikel (Textfig. 7) besitzt zwei Schenkel. Der eine läuft an der Medianwand der Hemisphären nach vorne bis in den Lobus olfactorius, der andere umfaßt die



Textfig. 7. Ausguß der beiden Großhirnventrikel eines normalen, nicht hydrocephalischen Italienerkükens. *a* von der Dorsalseite, *b* von der Lateralseite.

Hinterwand des Corpus striatum. Beide sind nur von einer sehr dünnen Schicht — Pallium + Pia mater cerebri — überdeckt.

In frühen Embryonalstadien bedeckt der Ventrikel auch die Dorsal- und Lateralseite des Corpus striatum. Dieses legt sich wie bei allen übrigen Wirbeltieren, ebenfalls bei den Vögeln basal an. Während der weiteren Ontogenese wird der Ventrikel aber von dem mächtig wachsenden Stammganglion immer mehr medianwärts und nach hinten verdrängt, zuerst durch das starke Wachstum des Corpus striatum, dann durch Verwachsen des Corpus striatum mit dem Pallium. Dieser Verwachsungsprozeß beginnt an der Lateralseite und greift nach und nach auf die Dorsalseite über. Schon gegen das Ende der Embryonalzeit ist an der ganzen Dorsalseite der Hemisphären keine Spur mehr von Ventrikel zu erblicken, überall sind Hirnrinde und Corpus striatum verwachsen.

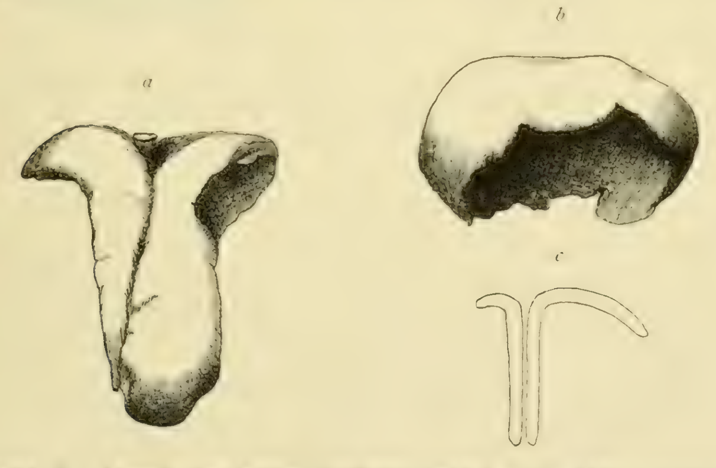
Der Ventrikel ist ganz zurückgedrängt worden bis zur Median- und Hinterseite. So kommen die vorhin beschriebenen zwei Schenkel des Großhirnventrikels zustande.

Anders verhält es sich, wenn schon auf frühen Entwicklungsstadien ein Hydrocephalus internus vorhanden ist, wie man es bei vielen Houdans antrifft. In diesem Falle kommt eine Verwachsung



Textfig. 8. Schematischer Querschnitt durch die Hemisphären. *a* eines normalen Gehirns, *b* eines hydrocephalischen Gehirns.

zwischen Pallium und Corpus striatum meist nur auf der Lateralseite zustande, während die große Flüssigkeitsmenge im Ventrikel eine Verwachsung auf der Dorsalseite unmöglich macht (Textfig. 8 *b*). Deshalb finden wir bei den hydrocephalischen Küken das Corpus striatum auf seiner Dorsalseite ganz von Ventrikel umgeben.



Textfig. 9. Ausguß der beiden Großhirnventrikel eines hydrocephalischen Houdankükens. *a* von der Dorsalseite. *b* von der Lateralseite. *c* schematischer Querschnitt durch denselben.

In den Textfig. 9 *a* und 9 *b* ist der Ausguß eines Hydrocephalus internus eines Houdans abgebildet. Der linksseitige

Ventrikel ist viel voluminöser als der rechtsseitige. Letzterer ist fast normal. Pallium und Corpus striatum waren auf der Dorsalseite bis auf eine verhältnismäßig kleine Fläche verwachsen. Bei diesem Individuum bedingte die stark einseitige Hydrocephalie eine besonders große Asymmetrie der Hemisphären. Textfig. 9 *c* stellt einen schematischen Querschnitt durch den Ventrikel des gleichen Tieres dar.

Auch bei hydrocephalischen Italienern kann man den Ventrikel in dorsal gleicher Ausdehnung bemerken, diese ist also nicht ein ausschließliches Charakteristikum der Houdans (Textfig. 10*a*).

In ganz extremen Fällen der Hydrocephalie kommt es sogar an der Lateralseite nicht mehr zu einer Verdrängung des Ventrikels. Dann ist das Corpus striatum fast ringsherum vom Ven-



Textfig. 10. Ausguß der beiden Großhirnventrikel eines extrem hydrocephalischen Italieners, *a* von der Dorsalseite, *b* von der Lateralseite. (Gewicht desselben 3,50 g.)

trikel umgeben und steht nur an seiner Basis mit dem Hirnmantel in Verbindung (Textfig. 10 *b*).

Zuweilen heilt ein Hydrocephalus internus im späteren Leben ganz aus, so daß der Ventrikel, wie beim normalen Gehirn, fast gar keine Volumenausdehnung besitzt. Bei solchen Tieren scheint es jedoch auf der Dorsalseite nachträglich nicht mehr zu einer Verwachsung von Pallium und Corpus striatum zu kommen, vielmehr bleiben hier beide zeitlebens durch den ganz engen Spalt des ursprünglich hydrocephalischen Ventrikels getrennt, d. h. der Ventrikel kollabiert.

Einige Houdans sind als hydrocephalisch anzusprechen trotzdem ihr Ventrikel eine durchaus normale Lage hat. Das Pathologische äußert sich hier nur in einer größeren Volumenausdeh-

nung. Hier fand also die normaler Weise vorkommende Verwachsung zwischen Pallium und Corpus striatum statt.

Neben diesen hydrocephalischen Gehirnen gibt es unter den Houdans aber auch solche, deren Ventrikel vollkommen normal ausgebildet ist. Hier ist das Corpus striatum auch auf der Lateral- und Dorsalseite mit dem Hirnmantel vollkommen verwachsen, genau wie beim normalen Italiener (Textfig. 8*a*). Ich kann es unterlassen, eine spezielle Abbildung beizufügen, da ein solcher Ventrikelausguß in Größe und Gestalt genau dem eines Italieners (Textfig. 7) gleicht. Trotzdem haben wir bei diesen Tieren die typische Gehirnform der Haubenhühner vor uns.

Bei hydrocephalischen Italienern findet man nie auch nur den leisesten Anklang an die Gehirnform der Haubenhühner, obschon auch bei ihnen, infolge des Hydrocephalus, eine geringe Erhöhung des Gehirnes konstatiert werden kann.

Mein Bastardmaterial ist für die Klarlegung dieser Verhältnisse ebenfalls recht sprechend. Ich fand unter den Bastarden viele, die ein Gehirn von Houdantypus besaßen, denen aber auch die geringste Neigung zur Hydrocephalie fehlte. Diesen Tieren steht eine Reihe von Bastarden gegenüber, die ein Gehirn vom Italienertypus mit oft recht starkem Hydrocephalus besaßen.

Dies beweist zur Genüge, was auch v. Hansemann schon hervorhob, daß ein Hydrocephalus mit der Gehirnform der Haubenhühner nicht in ursächlichem Zusammenhang steht. Wahr ist allerdings, daß der Hydrocephalus internus bei den Houdans sehr häufig vorkommt, daß er auch daher natürlicherweise die Form und besonders die Größe des Gehirnes beeinträchtigen kann.

Die Flüssigkeit im hydrocephalischen Ventrikel ist nicht gleichmäßig verteilt, sie findet sich vielmehr hauptsächlich oben, in der vordersten, rostralen Partie. Hier ist der Hohlraum meistens am größten (Textfig. 9*a* u. 9*b*). Es kommt also nicht, wie v. Hansemann für einen Hydrocephalus als allgemein charakteristisch annimmt, zu einer überall gleichmäßigen, diffusen Auftreibung des Gehirnes. Dadurch, daß sich die Hauptmasse der Ventrikelflüssigkeit vorn dorsal befindet, wird natürlich das Charakteristische an der Houdangehirnform noch erhöht: das Großhirn wird gerade in seiner schon mächtig entwickelten vordersten Partie noch mehr vergrößert. Wenn man, wie Klatt, nicht auch Haubenhuhngehirne mit ganz normal ausgebildetem Ventrikel zu sehen bekommt, so kann man durch das typische Verhalten des Hydrocephalus bei den Houdans leicht zu der An-

sicht gelangen, daß der Hydrocephalus allein die Gehirnform der Haubenhühner bedinge.

Je nachdem, ob ein Hydrocephalus vorhanden ist oder fehlt, ob er groß oder klein ist, ist also das Großhirn der Houdans vorne höher oder weniger hoch. Immer jedoch behält es dabei seine charakteristische Form.

Ein eventuell vorhandener Hydrocephalus externus, also eine Ansammlung von Flüssigkeit zwischen Dura und Pia mater cerebri, ist nicht so bedeutend. Er ist meistens nur sehr klein und befindet sich auf der Dorsalseite der Hemisphären in der Mediangegend. Zuweilen sind auch die Lobi optici von einem solchen Hohlraum umgeben. Nirgends aber sah ich den Hydrocephalus externus so groß, daß er formbestimmend auf den Schädel hätte einwirken können.

Die Bastarde von Houdans und Italienern zeigen, auch wenn sie im übrigen ganz die Gehirnform der Italiener aufweisen, vielfach eine Neigung zur Hydrocephalie.

Auch bei den Italienern kommt, wie schon erwähnt, zuweilen ein echter Hydrocephalus vor. Hier, wie auch bei den Bastarden mit der Gehirnform eines Italieners, ist die Flüssigkeitsmenge gleichmäßig verteilt, im Gegensatz zu den Houdans und den Bastarden mit der Gehirnform eines Houdan.

Über das Gewicht der Ausgüsse von Ventrikel und Hydrocephalus externus bei Houdans, Italienern und Bastarden soll nachstehender tabellarischer Auszug Auskunft geben.

Houdans			Italiener			Bastarde		
Nr.	Ventrikel	Hydr. ext.	Nr.	Ventrikel	Hydr. ext.	Nr.	Ventrikel	Hydr. ext.
	g	g		g	g		g	g
78[m]	3,60	—	112[m]	3,50	—	70[h]	3,35	—
78[f]	3,15	0,20	71	2,75	—	65[b]	2,40	0,25
78[k]	2,95	—	112[d]	1,65	—	72[c]	2,20	—
78[h]	2,20	0,50	111[a]	1,35	—	70[a]	2,00	0,20
109[c]	2,20	—	112[c]	1,20	—	72[d]	1,70	0,10
109[b]	1,90	—				70[d]	1,70	—
78[n]	1,55	0,70				96[a]	1,60	—
78[d]	1,40	—						

Natürlich liegen diesen Angaben nur ganz vollkommen gelungene Ausgüsse zugrunde.

Ein Gewicht des Ventrikelausgusses von 3,50 g muß entschieden als hydrocephalisch gelten. Bei Betrachtung eines solchen

Ausgusses (Textfig. 10) wird man hiervon auch sofort überzeugt sein. Ein Gewicht von 2,20 g stellt schon die Grenze zum Normalen dar.

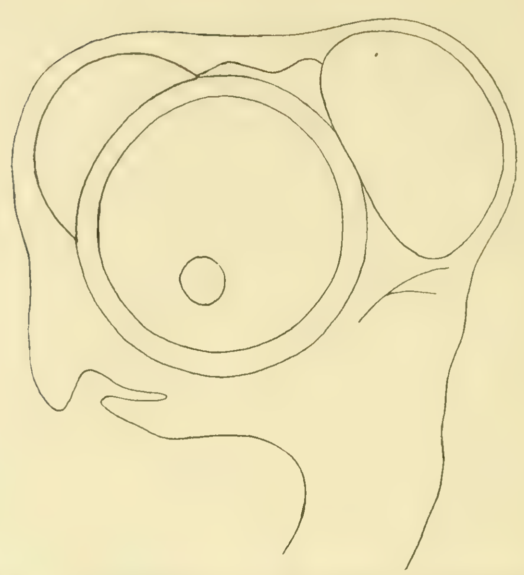
Nachdem wir aus dem bisher Gesagten gesehen haben, daß man mit dem Hydrocephalus die Gehirnform der Haubenhühner nicht genügend erklären kann, möchte ich auf die Annahme v. HANSEMANNS etwas näher eintreten. Dieser Autor nimmt an, daß sich das Mittelhirn gestreckt habe. Er bildet zwei Embryonen, ein Haus- und ein Haubenhuhn, im Alter von 3 Tagen ab. An Hand dieser Figuren will v. HANSEMANN beweisen, daß sich das Mittelhirn der Haubenhühner gestreckt habe. Nun ist aber merkwürdigerweise gerade bei dem Haushuhnembryo das Mittelhirn länger als beim Haubenhuhnembryo und doch kann es sich nicht um einen Druckfehler handeln, denn die Abbildungen stimmen genau mit meinen eigenen Befunden überein. Wie erklärt sich nun dieser Widerspruch? v. HANSEMANN scheint Mittel- und Zwischenhirn miteinander verwechselt zu haben, denn in der Tat sehen wir das Zwischenhirn des Haubenhuhnembryos gegenüber dem des Haushuhns stark gestreckt[1]). Er hat also offenbar das Zwischenhirn für das Mittelhirn angesehen.

Jetzt müssen wir uns fragen: gibt diese Streckung des Zwischenhirnes eine genügende Erklärung für die Ausbildung des Haubenhuhngehirnes? Wir werden bald sehen, daß wir diese Frage verneinen müssen. Die Streckung des Zwischenhirnes spielt wohl eine gewisse Rolle, ist aber nicht ausschlaggebend für die Ausbildung des Haubenhuhngehirnes.

Bei rein äußerlicher Betrachtung der Embryonen ist man allerdings sehr geneigt, die Ursache der ganzen Veränderung im Zwischenhirn zu suchen. In den Textfig. 11 und 12 sind Embryonen im Alter von 7 Tagen abgebildet. Wir sehen hier das Gleiche, wie bei den Abbildungen v. HANSEMANNS, nämlich daß das Zwischenhirn des Houdans fast die doppelte Länge desjenigen des Italieners zu haben scheint. Betrachten wir nun die Mediansagittalschnitte durch die gleichen Embryonen (Textfig. 13 und 14), so fällt uns sofort auf, daß das Zwischenhirn des Houdan

---

1) Daß das Mittelhirn des Haushuhnes in den von v. HANSEMANN beigegebenen Figuren länger ist als das des Haubenhuhnes beruht wohl auf einem Zufall. Ich habe bei meinen Embryonen einen derartigen Unterschied nicht feststellen können.

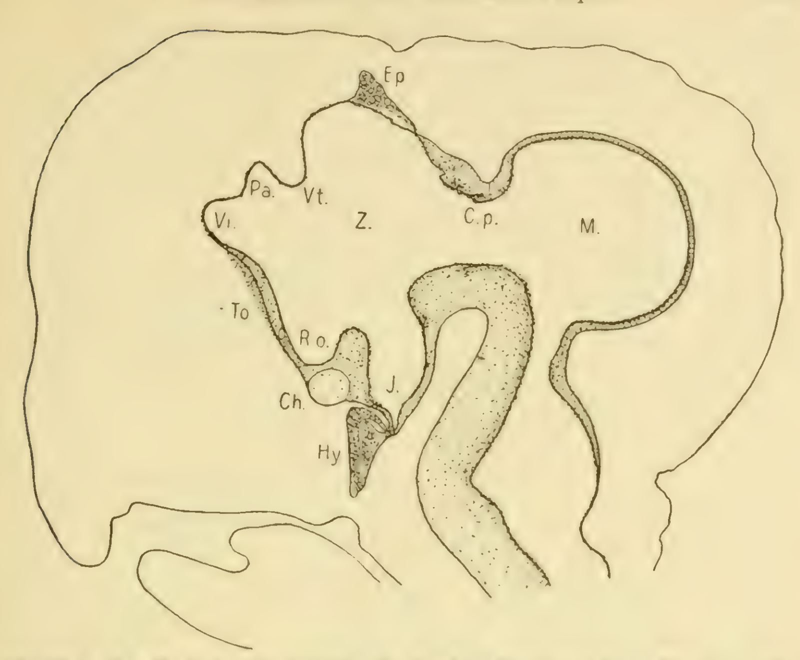


Textfig. 11. Houdanembryo, 7 Tage bebrütet, lebend gezeichnet.

in der dorsalen Partie wohl ein wenig, aber doch lange nicht in dem Maße gestreckt ist, wie es auf den Totalbildern den Anschein hatte. Auf diesen Punkt werde ich im folgenden noch zurückkommen. Außerdem ist beim Houdan noch der Ventriculus impar des Großhirnes mit seiner Paraphyse etwas länger als beim Italiener. Bei jüngeren Generationen sind diese Verhältnisse auch schon vorhanden, aber nicht so ausgeprägt; je älter der Embryo wird, desto schärfer treten diese Gegensätze hervor.



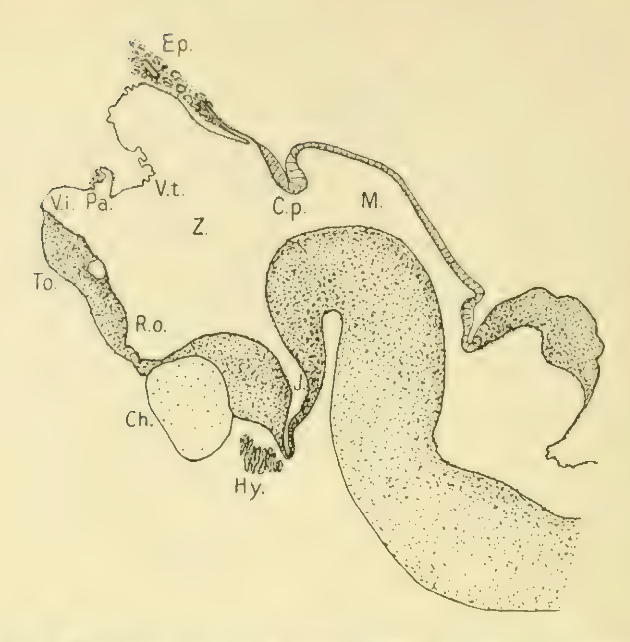
Textfig. 12. Italienerembryo, 7 Tage bebrütet, lebend gezeichnet.



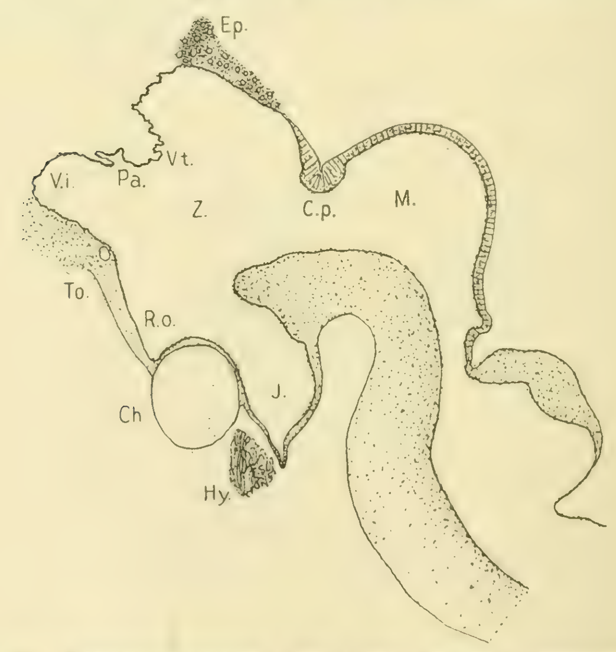
Textfig. 13. Mediansagittalschnitt durch den Houdanembryo Fig. 11. *V.i.* Ventriculus impar des Großhirns; *Pa.* Paraphyse; *V.t.* Velum transversum; *Z.* Zwischenhirn; *R.o.* Recessus opticus; *Ch.* Chiasma Nervorum opticorum; *J.* Infundibulum; *Hy.* Hypophysis; *Ep.* Epiphysis; *C.p.* Commissura posterior; *M.* Mittelhirn; *To.* Torus transversus. Zeiss Objektiv a², Okular 2.



Textfig. 14. Mediansagittalschnitt durch den Italienerembryo Fig. 12. Bezeichnungen und Vergrößerung wie Fig. 13.



Textfig. 15. Mediansagittalschnitt durch einen 9tägigen Houdanembryo mit normalem Ventrikel. Bezeichnungen wie Fig. 13. Vergrößerung: Zeiss Objektiv a⁰, Okular 4.



Textfig. 16. Mediansagittalschnitt durch einen 8tägigen hydrocephalischen Houdanembryo. Bezeichnungen wie Fig. 13. Vergrößerung: Zeiss Objektiv a⁰, Okular 4.

Bei einem neuntägigen Houdanembryo (Textfig. 15) hat das Zwischenhirn, verglichen mit dem siebentägigen, an Größe kaum zugenommen; auf jeden Fall ist der Abstand von der hinteren Kommissur bis zum Velum transversum nicht mehr größer, sondern er ist eher etwas kleiner geworden. Der Ventriculus impar dagegen hat sich noch mehr verlängert. Dieser Medianschnitt gehört einem normalen, nicht hydrocephalischen Houdan an.

Vergleichen wir ihn mit dem Medianschnitt eines hydrocephalischen achttägigen Houdanembryos (Textfig. 16), so fällt uns



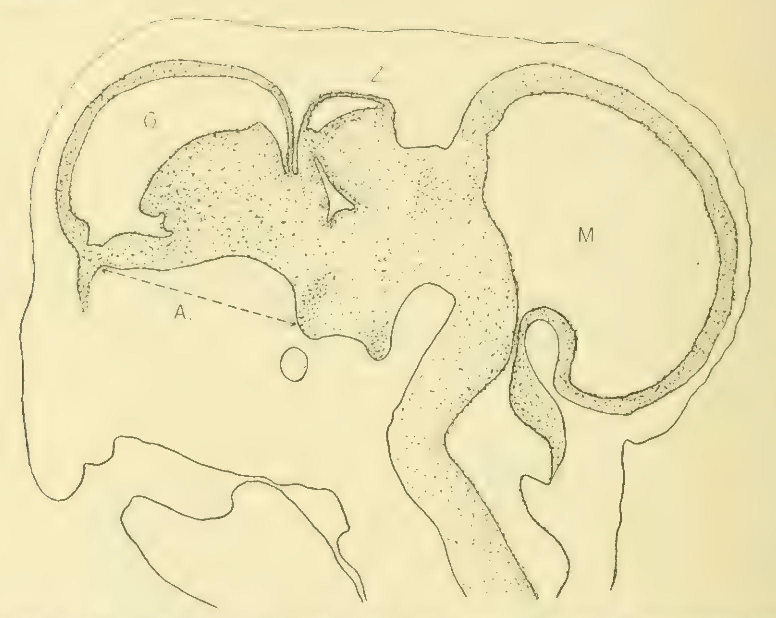
Textfig. 17. Mediansagittalschnitt durch einen 11tägigen Italienerembryo mit normalem Ventrikel. Bezeichnungen wie Fig. 13. Vergrößerung: Zeiss Objektiv a°, Okular 4

bloß der voluminösere Ventrikel des letzteren auf, im übrigen haben wir aber die gleichen Verhältnisse wie beim neuntägigen (Textfig. 15).

Ganz anders aber liegen die Verhältnisse beim Italiener[1]) (Textfig. 17). In kaudo-rostraler Richtung hat sich hier das

1) Ungefähr in der Zeit vom 7—15. Tage entwickeln sich die Houdans bedeutend rascher als die Italiener, so daß man auf diesen Stadien niemals zwei gleichaltrige Embryonen der beiden Rassen zum Vergleich heranziehen kann. Während die Italiener noch ganz kahl sind, haben die Houdans gleichen Alters und unter gleichen Brutbedingungen schon große Federn auf Rücken und Kopf und sind dabei etwa ein Drittel mal größer, als die Italiener. Von zwei zum Vergleich herangezogenen Tieren muß daher der Italiener älter sein. Überhaupt haben die Houdans ein recht unregelmäßiges Wachstum.

Zwischenhirn dorsal ganz bedeutend verkürzt, der Ventriculus impar ist kaum noch abgegrenzt von dem des Zwischenhirnes und der Torus transversus hat eine senkrechte Stellung eingenommen, wogegen derjenige des Houdan seine schräg nach vorn geneigte Stellung beibehalten hat, wie Houdan und Italiener auf früheren Stadien es zeigen (Textfig. 13 und 14). Beim Italiener hat also in der dorsalen Zwischenhirnpartie eine bedeutende Verkürzung stattgefunden. Diese läßt sich auch beim Houdan konstatieren, aber sie ist lange nicht so auffallend wie beim Italiener.



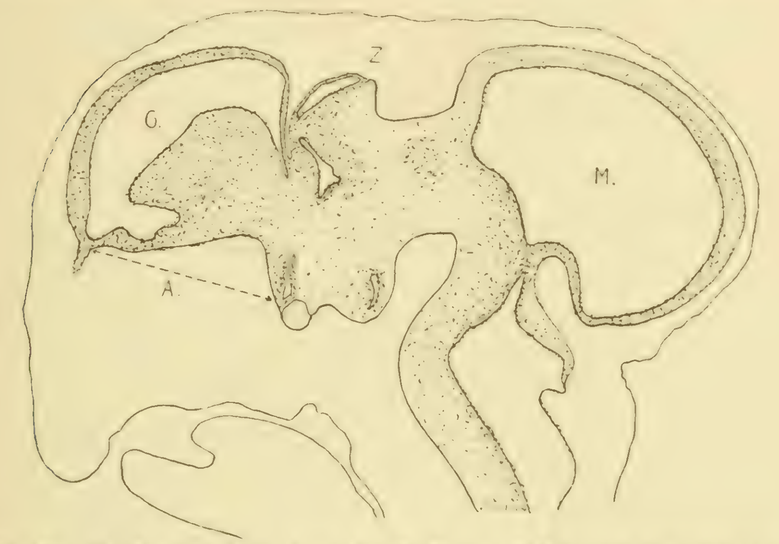
Textfig. 18. Sagittalschnitt durch den Kopf eines 7tägigen Houdanembryos, nahe der Medianebene geführt. *G.* Großhirn; *Z.* Zwischenhirn; *M.* Mittelhirn; *A.* Abstand zwischen Lobus olfactorius und der Gegend des Recessus opticus. Vergrößerung: Zeiss Objektiv a°, Okular 4.

Aber diese Prozesse, die sich in der Hauptsache am Zwischenhirn abspielen, sind zu geringfügiger Natur, als daß sie allein die Form des Houdangehirnes bestimmen könnten.

Auf seitlich gelegenen Sagittalschnitten (Textfig. 18) erfährt man auch nicht viel mehr über die wahre Natur der Hirngestaltung der Houdans. Immerhin wird man bei genauer Betrachtung darauf aufmerksam werden, daß der Nervus olfactorius schon hier die gleiche Lage hat wie beim erwachsenen Gehirn, er bildet nicht mehr den rostralsten Punkt des Gehirnes, wie

beim Italiener (Textfig. 19). Man könnte der Ansicht sein, diese Lage des Olfactorius werde durch die große Ausdehnung des Ventrikels verursacht. Dem ist aber nicht so. Denn in dem abgebildeten Schnitte ist noch ein großer Teil des medianen Ventrikelschenkels getroffen und verfolgen wir die Serie weiter lateralwärts, so sehen wir denselben verschwinden und an seine Stelle das Corpus striatum treten, das auf unserem Bilde nur ein wenig angeschnitten ist.

Noch etwas Wichtiges sehen wir an diesen Schnitten. Der Abstand von der Gegend des Recessus opticus bis zum Ansatz



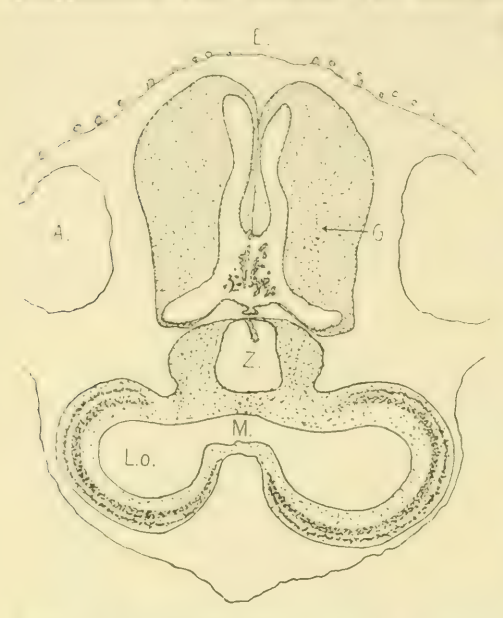
Textfig. 19. Sagittalschnitt durch den Kopf eines 7 tägigen Italienerembryos, nahe der Medianebene geführt. Bezeichnung und Vergrößerung wie Fig. 18.

des Lobus olfactorius ist beim Houdan bedeutend größer als beim Italiener. Es hat hier also eine Längsstreckung des Großhirnes selbst stattgefunden.

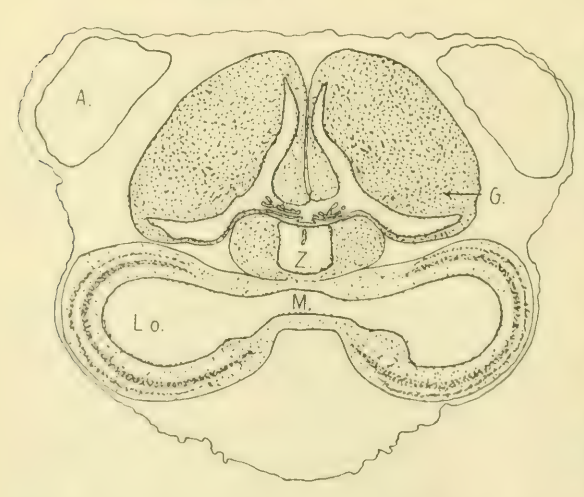
Bis jetzt blieb die merkwürdige Tatsache unerklärt, wieso beim Totalbild eines Houdanembryos das Zwischenhirn bedeutend länger scheint als es in Wirklichkeit ist, was man durch Vergleich der Totalbilder mit den Medianschnitten erkennen kann.

Klarheit über diese Verhältnisse erlangen wir durch Frontalschnitte (Textfig. 20 und 21). Was auf den Medianschnitten nur angedeutet war, sehen wir hier mit aller Deutlichkeit. Das Wachstum des Italienergroßhirnes ist stark in die Breite gerichtet, während das Houdangroßhirn haupt-

sächlich nach vorne wächst. Beim Italiener wird das Zwischenhirn vom hinteren Teil des Großhirns umfaßt, letzteres berührt sogar noch den Lobus opticus; dagegen ist beim Houdan das Zwischenhirn — an dem man übrigens auch hier eine geringe Streckung gegenüber dem Italiener beobachten kann — an den Seiten vollkommen freiliegend. Die Hinterwand des Großhirns bildet hier eine gerade Linie, die Hauptmasse des Gehirns strebt mit großer Macht nach vorn und — was auf Frontalschnitten natürlich nicht sichtbar ist — nach vorn - aufwärts. Wir sehen, daß das Großhirn über die Augenblasen hinaus sich nach vorne schiebt und am Kopfe so die charakteristische Erhöhung, welche auch auf unserem Schnitte zur Geltung kommt, erzeugt.



Textfig. 20. Frontalschnitt durch den Kopf eines 10tägigen Houdanembryos. *G.* Großhirn; *Z.* Zwischenhirn; *M.* Mittelhirn; *L.o.* Lobus opticus; *A.* Anschnitt der Augenblase; *E.* Erhöhung des Kopfes. Vergrößerung: Zeiss Objektiv a⁰, Okular 4.



Textfig. 21. Frontalschnitt durch den Kopf eines 11tägigen Italienerembryos. Bezeichnungen und Vergrößerung wie Fig. 20.

Je älter die Embryonen, desto stärker tritt diese Wachstumstendenz des Houdangroßhirnes hervor. Hierdurch kommt die Längsstrekkung des gesam-

ten Großhirns zustande. — Der Ventriculus impar des Großhirns muß natürlich hiervon in Mitleidenschaft gezogen werden, er kann sich nicht, wie beim Italiener, verkürzen, im Gegenteil, er muß sich in der Längsrichtung dehnen, was wir schon an den Sagittalschnitten beobachten konnten.

Jetzt können wir uns auch erklären, wie es kommt, daß man bei dem Totalbild des Houdanembryos (Textfig. 11) einen größeren Abstand zwischen Groß- und Mittelhirn gewahrt, als beim Italiener (Textfig. 12). Die Hemisphären der Houdans verdecken — von der Seite gesehen — weniger von den medianen Gehirnpartien, als die der Italiener und wir sehen daraus, wie der Trugschluß ermöglicht wird, der ganze Abstand sei nur auf eine Streckung des Zwischenhirnes zurückzuführen. Dieser Eindruck wird noch erhöht durch eine allerdings nicht sehr wesentliche Streckung desselben.

Die kaudale Partie des Großhirns enthält sehr wenig feste Hirnmasse. Sie wird deshalb bei der Weiterentwicklung auch nicht in dem Maße an Substanz zunehmen können, wie die vordere Partie. Wir finden daher am erwachsenen Houdangroßhirn die Hauptmasse vorn liegend, während hinten nur ein dünner Hals die Verbindung mit dem Zwischenhirn herstellt.

Der hier abgebildete Frontalschnitt durch den Houdankopf scheint eine kleine Anlage zur Hydrocephalie zu besitzen, und trotzdem wird niemand zweifeln, daß es hier das Großhirn selbst ist, welches die Vorwölbung verursacht.

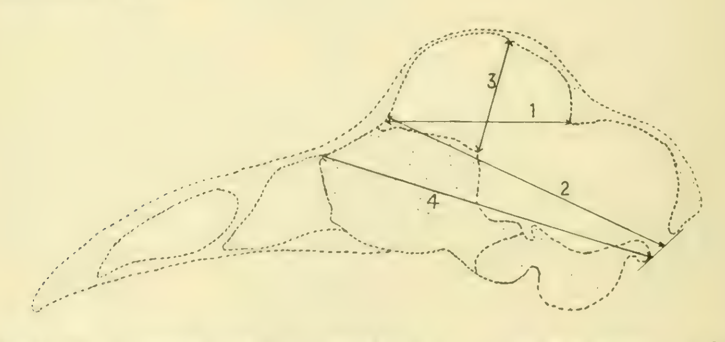
An Hand dieser Abbildungen können wir auch verstehen, warum beim erwachsenen Houdangehirn das Mittelhirn, speziell der Lobus opticus, eine runde Form hat, während er doch beim Italiener eine ovale besitzt. Wir sehen, wie das sich mächtig entwickelnde Corpus striatum beim Italiener eine solche Lage einnimmt, daß das Großhirn hinten den Lobus opticus berührt. Beim Houdan dagegen erstreckt sich das Großhirn nicht soweit nach hinten, es kommt niemals zu einer Berührung von Großhirn und Lobus opticus. Infolgedessen hat letzterer mehr Platz zu seiner weiteren Entwicklung, er wird daher auch seine rundliche Form, die er von Anfang an hatte, beibehalten. Der Lobus opticus der Italiener dagegen kann sich nicht nach allen Seiten hin ausdehnen, er wird darin vorne vom Großhirn gehindert. Er muß daher seine embryonale runde Form aufgeben und eine — von der Seite gesehen — längliche Form annehmen (Textfig. 1 u. 4).

So erklären sich leicht alle Veränderungen, die wir am Gehirn der erwachsenen Houdans wahrnehmen. Dadurch, daß die Corpora striata im Gegensatz zu den Italienern, bei den Houdans eine starke Wachstumstendenz nach vorne besitzen, wird bewirkt:

1. daß die Hauptmasse des Großhirns in seiner rostralen Partie liegt;
2. daß das Großhirn nur mit einem dünnen Hals am Zwischenhirn ansetzt und
3. daß die Lobi optici ihre runde Form beibehalten.

Wahrscheinlich darf man auch die kurze Streckung des Zwischenhirnes und des Ventriculus impar des Großhirns mit dieser Wachstumstendenz der Corpora striata in ursächlichen Zusammenhang bringen.

Von weiteren Eigentümlichkeiten des Houdangehirns, denen ich jedoch nicht allzugroße Bedeutung beimesse, möchte ich noch folgende erwähnen.



Textfig. 22. Schema eines Houdanschädels mit den eingetragenen Gehirnmassen. *1* Großhirnlänge; *2* Ganz-Gehirnlänge; *3* Gehirnhöhe; *4* Orientierungslinie für Maß *3*.

Am embryonalen Houdangehirn findet sich häufig eine enorm stark entwickelte Paraphyse, wie überhaupt alle Plexusbildungen des Gehirns meist sehr umfangreich sind. Öfters schiebt sich die Paraphyse zwischen den Hemisphären hoch hinauf und drängt dieselben weit auseinander.

Zum Schlusse sollen noch einige numerische Angaben das Bild des Houdangehirns vervollständigen. Der Genauigkeit halber führte ich die zugrunde liegenden Messungen, die sich auf das erwachsene Gehirn beziehen, am Schädel aus und nicht am Gehirn selbst, da letzteres in frischem Zustand namentlich bei hydro-

cephalischen Tieren sehr weich ist und nicht so exakte Messungen zuläßt, wie der Schädel. Zu diesem Zwecke wurde der Schädel des erwachsenen Tieres mediansagittal gespalten, und die Messungen direkt an der Gehirnhöhle ausgeführt. Es wurden folgende Maße genommen (Textfig. 22):

1. Länge des Großhirns: vom vordersten basalen Ende des Großhirns (Lobus olfactorius) bis zur Epiphyse;
2. Länge des ganzen Gehirns: vom vordersten basalen Ende des Großhirns bis zur Mitte der Verbindungslinie von Condylus occipitalis und Oberrand des Foramen magnum;
3. Gehirnhöhe: Vom oberen hinteren Ende des Septum interorbitale senkrecht auf die Linie der vorderen oberen Kante des Septum interorbitale, verbunden mit dem Unterrand des Foramen magnum.

Aus den vorgenommenen Messungen wurden nachstehende Mittelwerte gewonnen:

	Houdan	Italiener	Bastarde
	mm	mm	mm
Länge des Großhirns	19	15	16
Länge des ganzen Gehirns . . .	30	25	26
Gehirnhöhe	11	9	9

Diese Durchschnittszahlen sind sehr sprechend. Sie bestätigen das in dieser Beziehung bisher Gesagte, nämlich daß das Großhirn der Houdans bedeutend länger und höher ist, als das der Italiener. Die zur Ermittelung dieses Durchschnittswertes herangezogen Bastarde — es waren leider nur wenige Exemplare — entsprachen alle ungefähr dem Italienertypus. Eine hier etwa vorkommende größere Gehirnhöhe war stets auf einen Hydrocephalus zurückzuführen. Beachtenswert ist aber, daß einige Bastarde, wie auch aus obiger Tabelle ersichtlich ist, ein etwas längeres Gehirn besaßen, als die Italiener, was wohl dem Einfluß des Houdanelters zuzuschreiben ist. An ausgewachsenen Bastarden besitze ich leider kein Exemplar, das sich an den Houdangehirntypus anschließt, wohl aber eine Anzahl von Bastardküken. An diesem Material gelang es aber nicht, ganz einwandfreie Messungen vorzunehmen, da die Schädel noch ganz weich waren und sogar bei dem kleinsten Drucke nachgaben. Hier wurden die Messungen daher am Gehirn selbst vorgenommen.

Da es Bastarde von Houdan- und solche von Italienerhabitus gibt, würde in diesem speziellen Falle eine Durchschnittszahl

wenig aussagen; ich ziehe es daher vor, in der folgenden Tabelle über Küken nicht die Mittelwerte, sondern einzelne Beispiele anzuführen:

	Houdanküken			Italienerküken		Bastardküken			
						Houdantypus		Italienertypus	
Objektnummer	78^{b}	78^{a}	78^{c}	71	79	75^{b}	77^{a}	75^{c}	66^{b}
	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm
Großhirnlänge . .	10,7	9,5	8,2	6,0	6,9	9,2	8,9	6,7	6,0
Ganz-Gehirnlänge .	17,7	16,8	18	16,5	15,8	17,0	16,9	16,8	15,5
Gehirnhöhe . . .	6,4	5,2	6,0	4,5	4,6	?	6,5	4,0	5,5

Wir haben also gesehen, daß die Hauptmasse des Houdangroßhirns nach vorne verlagert worden ist, wodurch in der Hauptsache die charakteristische Form hervorgerufen wird. Diese Verlagerung beruht auf einer Wachstumstendenz der Corpora striata nach vorn und oben. Durch diesen Prozeß streckt sich das gesamte Großhirn in die Länge. Gleichzeitig wird dadurch die kaudale Partie schmaler, es entsteht der Hals, mit dem das Großhirn am Zwischenhirn ansetzt.

Die Hemisphären berühren nicht mehr die Lobi optici, diese gewinnen daher zu ihrer Ausbildung mehr Platz und können ihre embryonale runde Form beibehalten.

Das Zwischenhirn hat sich auch ein wenig in der Längsrichtung gedehnt, doch nicht in dem Maße wie das Großhirn.

v. Hansemann hat also unrecht, wenn er die ganze Umwälzung am Haubenhuhngehirn auf die Zwischenhirnstreckung zurückführt — offenbar meinte er mit der Streckung des Mittelhirns diejenige des Zwischenhirns, da eine solche des Mittelhirns überhaupt nicht stattfindet und auch nicht aus seinen Abbildungen ersichtlich ist.

Ein Hydrocephalus internus kann die charakteristische Form des Houdangehirns erhöhen, er kann aber nicht, wie Klatt annimmt, dessen Ursache sein, da es unzweifelhaft charakteristische Haubenhuhngehirne gibt, denen jede Spur eines Hydrocephalus fehlt, die also einen vollkommen normalen Ventrikel besitzen.

Durch die Bastardgehirne wird diese letzte Meinung noch bestätigt, da es unter ihnen häufig Gehirne vom Italienertypus mit ausgesprochenem Hydrocephalus und solche vom Houdantypus mit vollkommen normalem Ventrikel gibt.

Der Schädel.

Der Schädel der Haubenhühner (Taf. III, Fig. 1—4) ist, wie schon von früheren Autoren hervorgehoben wurde, besonders durch eine Auftreibung im Bereiche der Frontalia charakterisiert, wodurch das Aussehen einer „Hernie" hervorgerufen wird. Diese ist bedingt durch die spezielle Gehirnform der Haubenhühner. Infolge dieser Auftreibung müssen sich die Frontalknochen stark vergrößern, um median zusammenstoßen und miteinander verwachsen zu können. So erklärt es sich, daß sich zwischen ihnen sehr lange eine Lücke erhält, die sich desto später schließt, je größer die Auftreibung ist. Bei den Houdans scheint sie erst im zweiten Lebensjahre zu verschwinden. Zum Schutze des Gehirns ist über dieses Loch in der Schädeldecke eine äußerst feste und konsistente Membran ausgespannt; diese wird in ihrer Funktion noch unterstützt von der dicken Kopfhaut mit ihren großen Federn, der Haube. Allmählich schließen sich die Frontalia, und zwar scheint dieser Prozeß nicht von beiden Seiten, d. h. von den Rändern der Stirnbeine selbst auszugehen, sondern die Verknöcherung scheint an Ort und Stelle in der das Loch verschließenden Membran stattzufinden. Diese Ossifikation ist jedoch nie vollständig, niemals wird die Gehirnhöhle so vollkommen abgeschlossen wie z. B. beim Italiener, wo nur ganz feine, kaum sichtbare Löcher den Stirnteil des Schädels durchbohren. Diese feinen, meist sehr zahlreichen Kanälchen dienen dem Durchtritt von Venen.

Beim Houdan ist das Bild ein ganz anderes. Hier bleiben große Lücken bestehen, die mit jenen feinen Löchern nichts zu tun haben. Neben regelmäßig abgerundeten Löchern von der Dicke einer Nadel sehen wir große, unregelmäßig gezackte Löcher. Letztere sind ein Rest der Fontanelle, jener einheitlichen Öffnung zwischen den Frontalia. Sie sind also auf unvollständige Ossifikation zurückzuführen. Erstere aber haben eine ganz andere Bedeutung, sie lassen Arterien durchtreten. Außer diesen Öffnungen kann man hier auch noch die ganz feinen Poren, die wir eben beim Italiener beschrieben, erkennen — allerdings besser am frischen, als am mazerierten Schädel.

Zwei weitere Merkmale fallen uns beim Vergleiche von Houdan- und Italienerschädel besonders auf. Einesteils ist es die mit der Auftreibung in Verbindung stehende Dicke der Frontalia, die unsere Aufmerksamkeit erregt. Bei den Italienern

sehen wir dieselben auf einem medianen Sagittalschnitt (Taf. III, Fig. 6) namentlich in der Gegend des rostralen Gehirnendes zu einer gewaltigen Dicke angewachsen. Vergleichen wir damit den Sagittalschnitt durch einen Houdanschädel (Taf. III, Fig. 5), so sehen wir einen großen Unterschied. Hier sind die Stirnbeine an der entsprechenden Stelle ganz dünn, sie besitzen kaum ein Drittel derjenigen der Italiener. Wenn wir bedenken, daß beim jungen Houdan hier sogar eine weite offene Lücke bestand, und daß die Verknöcherung hier nur sehr langsam und mangelhaft vor sich geht, so wird uns dies nicht weiter wunder nehmen.

Andernteils ist es die Breite der Stirnbeine, namentlich in der vorderen und mittleren Region, die, verglichen mit dem Italiener, besonders verändert erscheint. Wenn wir einen Houdan- und einen Italienerschädel von oben betrachten (Taf. III, Fig. 3 und 4), so sehen wir den auffallenden Unterschied. Derjenige des Houdan besitzt fast die doppelte Breite.

Um über diese Verhältnisse genaue Angaben machen zu können, habe ich alle mir zur Verfügung stehenden Schädel von Houdans und Italienern genau gemessen und mit den gewonnenen Maßen Indizes berechnet.

Zur Messung gelangten, neben den Schädeln von erwachsenen Tieren, auch die von Küken, die beim Schlüpfen aus dem Ei gestorben waren. Da die Houdans und Bastarde im allgemeinen sehr schwer ausschlüpften, und viele von ihnen dabei zugrunde gingen, so war mein Material hier ein recht reichliches. Diese Schädel konnten natürlich nicht mazeriert werden, sie wurden daher in Formol gehärtet und dann mit den darin enthaltenen Gehirnen gemessen. Im ganzen wurden Maße genommen an:

Houdans:	adult	= 17	Stck.
	Küken	= 20	„
Italiener:	adult	= 22	„
	Küken	= 15	„
Bastarde:	adult	= 9	„
	Küken	= 34	„

Ich maß die Höhe der Auftreibung, die Breite der Frontalia an ihrem Hinter- und ihrem Vorderende und die Längenausdehnung des Großhirns, letzteres am median durchschnittenen Schädel.

Mit Hilfe eines Stativs brachte ich die obere mediane Umschlagskante des Foramen magnum und den unteren vorderen

Rand des Septum interorbitale in eine Horizontalebene und achtete darauf, daß die rechte und linke Schädelseite in gleicher Höhe standen. Senkrecht zu dieser Horizontalen maß ich dann vom oberen äußeren Rande der Augenhöhle projektivisch bis zum höchsten Punkt des Schädels. Das so gewonnene Maß stellt die Größe der Schädelerhöhung dar. Der Einfachheit halber will ich dies Maß mit „Schädelhöhe“ bezeichen, wobei ich besonders bemerke, daß darunter nicht die Gesamthöhe des Schädels zu verstehen ist, sondern nur der obere Teil derselben.

Ich erhielt folgende Zahlen:

Schädelhöhe		adult ♂	adult ♀	Küken
		mm	mm	mm
Größter Wert:	Houdans	8,3	10,2	8,3
	Italiener	2,6	2,7	3,3
	Bastarde	3,7	3,4	7,7
Kleinster Wert:	Houdans	4,5	4,3	4,5
	Italiener	1,5	1,7	2,1
	Bastarde	1,7	1,6	2,1
Mittelwert:	Houdans	5,5	6,8	4,9
	Italiener	2,2	2,6	2,7
	Bastarde	2,6	2,7	3,8

Wir sehen hieraus den gewaltigen Unterschied, der in der Schädelhöhe zwischen Houdans und Italienern besteht. Die außerordentlich hohen Werte bei einzelnen Houdans, wie 10,2 mm und 8,3 mm sind immer bei Individuen anzutreffen, die einen Hydrocephalus besaßen. Bei Tieren ohne Hydrocephalus bewegen sich die Maße vom kleinsten Werte nur bis etwas über den Durchschnittswert hinaus.

Die Bastarde nehmen eine Mittelstellung zwischen Houdans und Italienern ein. Sie schwanken von den Maßen der einen Rasse bis zu den Maßen der anderen Rasse hinüber. Das findet seine Erklärung im Vorhandensein und im Fehlen eines Hydrocephalus. Dies läßt sich schon bei genauem Zusehen am Schädel selbst erkennen. Betrachten wir die Kükenschädel, so können wir schon nach ihrem Äußeren mit Bestimmtheit auf die Form ihres Gehirns schließen. Beim Houdan finden wir den Schwerpunkt des Großhirns möglichst nach vorn verlagert, hier liegt daher auch der höchste Punkt. Beim Italiener dagegen haben wir eine gleichmäßige Rundung. Vergleichen wir nun die Form der Schädel mit den zu ihnen gehörenden Schädelhöhenwerten

und dem Gewicht des Ventrikelausgusses, so kommen wir zu folgendem:

	Schädelhöhe	Gewicht des Ausgusses
	mm	g
Houdans. Taf. III, Fig. 7*a*	8,3	3,45
do. „ 7*b*	5,6	2,20
do. „ 7*c*	5,5	1,90
do. „ 7*d*	5,0	2,45
Bastarde. Taf. III, Fig. 8*a*	7,0	3,35
do. „ 8*b*	4,6	3,05
Taf. III, Fig. 9*a*	3,7	2,45
do. „ 9*b*	3,1	1,60
do. „ 9*c*	2,2	1,80
Italiener. Taf. III, Fig. 10*a*	3,5	1,65
do. „ 10*b*	2,5	2,00
do. „ 10*c*	2,3	1,12

Trotzdem also diese Zahlen für ein intermediäres Verhalten der Bastarde sprechen, haben wir bei ihnen doch nur zwei Gehirntypen, nämlich die der beiden Eltern, mehr oder weniger modifiziert. Der scheinbare Übergang kommt dadurch zustande, daß viele Bastarde, die ein Gehirn vom Italienertypus haben, einen recht großen Hydrocephalus besitzen, der natürlich eine entsprechende Erhöhung der Schädeldecke zur Folge hat. Bastarde, deren Gehirn in jeder Beziehung der Houdangehirnform entsprach, waren recht selten.

Bei Besprechung der Schädelhöhe wäre noch zu erwähnen, daß man bei den erwachsenen Tieren eine kleine sexuelle Differenz feststellen kann. Die männlichen Schädel sind im allgemeinen nicht so hoch gewölbt, wie die weiblichen.

Ich möchte nicht zu erwähnen versäumen, daß das Maß der Schädelhöhe bei den erwachsenen Tieren nicht auf die Höhe des darin liegenden Gehirns übertragen werden kann, da es von der Dicke der Stirnbeine direkt abhängig und diese recht verschieden ist. Deutlich ist dies an den Sagitalschnitten durch die beiden Bastardschädel zu sehen (Taf. III, Fig. 11 u. 12). Der Unterschied in der Dicke der Frontalia ist hier ebenso stark, wie zwischen Houdans und Italienern, auch die Gehirne sind verschieden, aber die Schädelhöhe ist annähernd die gleiche, sie beträgt 2,3 und 2,9 mm.

Anders verhält es sich in dieser Beziehung bei den Kükenschädeln. Hier ist ein solcher Schluß auf die Gehirnhöhle wohl erlaubt, da die Schädeldecke überall gleich dünn ist.

Das zweite Maß, das ich am Schädel nehmen konnte, war die Breite der Stirnbeine in ihrer hintersten Region, die zugleich die größte Schädelbreite darstellt. Ich erhielt für alle drei Gruppen, Houdans, Italiener und Bastarde, ungefähr die gleichen Werte. Mit den so gewonnenen Zahlen und denjenigen der Schädelhöhe habe ich einen Höhenbreitenindex berechnet, welcher die Schädelhöhe in Prozenten der Schädelbreite ausdrückt, also $\frac{\text{Schädelhöhe} \cdot 100}{\text{Schädelbreite}}$. Dabei erhielt ich folgende Werte:

Höhenbreitenindex		adult ♂	adult ♀	Küken
Größter Wert:	Houdans	35,0	41,0	41
	Italiener	10,0	11,0	19
	Bastarde	15,0	15,0	69
Kleinster Wert:	Houdans	18,0	19,0	26
	Italiener	6,0	4,8	15
	Bastarde	6,0	6,0	15
Mittelwert:	Houdans	22,7	28,2	35
	Italiener	8,7	8,2	17
	Bastarde	10,0	11,1	23

Je höher der Schädel ist, desto höher ist auch der Index, und je breiter der Schädel ist, desto niedriger ist der Index. Da nun die Schädelbreiten bei beiden Rassen und ihren Bastarden ungefähr dieselben sind, so drücken diese Indizes auch fast dasselbe aus, wie die absoluten Werte der Schädelhöhe. Sie sind nur noch sprechender, weil sie größere Differenzen aufweisen. Außerdem tritt hier der sexuelle Unterschied, der hauptsächlich bei den Houdans besteht, noch schärfer hervor. Die männlichen Houdanschädel sind nämlich nicht nur niedriger als die weiblichen, sondern auch ein klein wenig breiter. Direkt gemessen (Tabelle p. 237) finden wir den männlichen Schädel um 19,2 Proz. niedriger als den weiblichen, der Höhenbreitenindex dagegen weist eine Differenz von 26,6 Proz. auf, somit muß der Schädel des männlichen Tieres breiter sein.

Das dritte Maß, das ich nahm, ist die vordere Stirnbreite, direkt hinter den Tränenbeinen gemessen. Wie schon erwähnt, sind die Frontalia in ihrer vordersten Partie beim Houdan

außerordentlich viel breiter als beim Italiener. Ich fand nachstehende Durchschnittswerte:

Houdan:	adult	19	mm
„	Küken	5,9	„
Italiener:	adult	13	„
„	Küken	4,0	„
Bastarde:	adult	15	„
„	Küken	4,5	„

Womit steht nun diese Verbreiterung der Stirn im Zusammenhang? Man könnte der Ansicht sein, sie stehe in Korrelation mit der Ausgestaltung des Schmetterlingskammes der Houdans, der eine breite Basis besitzt und daher auch einer breiteren Unterlage bedürfe, als der schmale Kamm des Italienerhuhnes. Es ist dies jedoch wenig wahrscheinlich, da Houdanhennen einen sehr stark reduzierten Kamm und dennoch eine sehr breite Stirn besitzen, und da ganz junge Houdanküken, die noch kaum die Andeutung eines Kammes aufweisen, doch schon eine breitere Stirn besitzen, als gleichaltrige, ja sogar ältere Italiener, bei denen der Kamm schon bedeutend weiter entwickelt ist. Italienerküken im Alter von 11 Tagen wiesen erst eine durchschnittliche vordere Stirnbreite von 5,7 mm auf. Diese Tiere brauchten also 11 Tage Wachstumszeit — was für die sich sehr rasch entwickelnden Küken eine sehr lange Zeit bedeutet — um die gleiche Stirnbreite zu bekommen, wie sie die eben ausgeschlüpften Houdanküken besitzen.

Merkwürdig ist in dieser Beziehung das Verhalten der Bastarde. Ihre Stirnbreite schwankt von der der Houdans bis zu der der Italiener. Auch hier habe ich gar keinen Zusammenhang zwischen Stirnbreite und Kamm finden können. Die Basis des Bastardkammes, der, wie eingangs gesagt, die Form eines Y hat, ist breiter oder schmäler, je nachdem, wie tief und wie weit nach vorn der Einschnitt des Y reicht. Nun gibt es Kämme, die an ihrer Basis absolut nicht breiter sind als die der Italiener, aber auf einer Stirn sitzen, die ganz oder beinahe den Breitenverhältnissen der Houdans entspricht.

Diese Tatsachen führten mich zu der Annahme, daß die vordere Stirnbreite von der Kammform nicht direkt abhängig ist.

Da das Gehirn der Houdans bedeutend weiter nach vorn reicht und hier bedeutend höher ist, als bei den Italienern, wäre ein Zusammenhang von Schädelhöhe und vorderer Stirn-

breite wohl möglich. Das Verhältnis derselben zueinander sollen folgende Zahlen illustrieren.

Houdans				Italiener				Bastarde			
Nr. des Schädels	Schädelhöhe	vordere Stirnbreite	Index [1]	Nr. des Schädels	Schädelhöhe	vordere Stirnbreite	Index [1]	Nr. des Schädels	Schädelhöhe	vordere Stirnbreite	Index [1]
	mm	mm			mm	mm			mm	mm	
adult											
135	10,2	20,5	49	131	2,2	15,0	15	134	3,7	16,0	23
137	8,3	17,0	49	54d	1,4	8,6	16	104	3,4	15,0	23
138	7,5	15,0	50	156	1,5	13,0	12	48	2,9	13,5	21
132	4,5	15,0	30	54c	1,5	15,7	10	49	2,3	13,0	18
154	4,3	19,0	23					157	1,6	15,0	11
								153	1,7	17,0	10
D [2]	6,0	17,0	36	D [2]	2,1	13,0	16	D [2]	2,7	15,0	18
Küken											
109a	8,3	5,5	151	112d	3,3	4,2	79	75b	4,5	3,9	115
78e	5,3	5,6	95	112b	2,3	3,6	64	70c	4,0	4,8	83
78n	4,8	5,5	87	112f	2,7	4,5	60	72b	2,2	3,5	63
								72a	2,2	4,0	55
D [2]	4,9	5,5	89	D [2]	2,7	4,0	67	D [2]	3,3	4,5	73

Betrachten wir die drei zuerst angeführten Houdanschädel. Der erste hat eine sehr große Schädelhöhe, eine sehr breite Stirn, der Index dieser beiden Maße ist 49; der zweite Schädel hat kleinere Maße, aber denselben Index; der dritte Schädel hat noch kleinere Maße und fast den gleichen Index (50). Nach diesen Indices wäre man sehr geneigt, anzunehmen, die vordere Stirnbreite verhalte sich direkt proportional der Schädelhöhe. Der vierte und der fünfte Schädel aber belehren uns eines besseren, indem sie total andere Verhältnisse aufweisen. Sie haben eine niedrigere Schädelhöhe, aber eine breite Stirn, infolgedessen sinkt der Index von 50 auf 30 respektive 23 herab.

Die Schädelhöhe hängt, wie schon gesagt, nicht allein von der speziellen Gehirnform der Houdans ab, sondern auch von dem Vorhandensein eines Hydrocephalus und von dessen Ausdehnung und Stärke. Die außerordentliche Höhe von 10,2 mm des Schädels Nr. 135 wurde zum größten Teil durch den Hydrocephalus hervor-

1) $\frac{\text{Schädelhöhe} \cdot 100}{\text{Vordere Stirnbreite}}$. Dieser Index gibt also die Schädelhöhe in Prozenten der vorderen Stirnbreite an.

2) D = Durchschnitt. Er ist nicht nur aus den hier angeführten Beispielen gewonnen worden, sondern es wurden hierbei sämtliche der gemessenen Schädel in Betracht gezogen.

gerufen. Die Größe desselben ist natürlich sehr labil, aber auch die vordere Stirnbreite weist keine Konstanz auf. Daher beruhen Reihen, wie eben eine beschrieben wurde, nur auf Zufall. Es scheint somit ein direkter Zusammenhang von Schädelhöhe und vorderer Stirnbreite nicht zu bestehen.

Auch bei Betrachtung der Kükenschädel kommt man zu dem gleichen Resultat.

Vergeichen wir die Zahlen der Italiener mit denen der Houdans, so finden wir einen recht niedrigen Index, da die Schädelerhöhung fehlt. Im hohen Alter tritt auch hier eine Verbreiterung der Stirn auf, wie z. B. bei den Schädeln Nr. 54 *c* und 131. Hierdurch wird der Index natürlich noch mehr herabgedrückt. Diese Stirnverbreiterung ist weiter nichts als eine senile Knochenveränderung, die gar nicht mit der schon bei jungen Houdans vorhandenen Stirnbreite verglichen werden kann.

Bei Durchsicht der in der Tabelle angeführten Bastarde sehen wir das bestätigt, was p. 240 von ihrer Stirnbreite gesagt wurde, nämlich, daß wir alle Übergänge vom Italiener bis zum Houdan haben. Hier bemerken wir auch Fälle von Schädeln, denen jede Spur einer Schädelerhöhung fehlt, wo sich aber trotzdem eine sehr breite Stirn vorfindet. Der Index sinkt daher bis auf 10 und 11 herab (Nr. 157 und 153). Bei diesen Exemplaren kann die Stirnverbreiterung aber nicht auf eine senile Knochenveränderung zurückgeführt werden, denn die beiden in Frage kommenden Tiere standen erst im Alter von 1 Jahr und 5 Monaten. Es sind dies also Bastarde, die von seiten der Houdans wohl eine sehr breite Stirn, aber keine Schädelerhöhung (genauer gesagt, kein Houdangehirn und infolgedessen keine Schädelerhöhung) ererbt hatten.

Auch bei den in der Tabelle angeführten Kükenschädeln finden wir die gleichen Verhältnisse wieder, was uns in der Ansicht bestärkt, daß zwischen Stirnbreite und Schädelerhöhung kein Zusammenhang besteht. Vielmehr hat es den Anschein, als ob die Stirnbreite der Houdans ein Rassemerkmal für sich sei, das auch unabhängig von den anderen Merkmalen auftritt.

Als letzten Index möchte ich den Längenbreitenindex anführen, der sehr instruktive Vergleiche zwischen Houdan und Italiener bietet. Am sagittal halbierten Schädel wurde die Länge des Großhirns gemessen und mit diesem Maß und dem Maß der Schädelbreite ein Längenbreitenindex der Großhirnregion berechnet,

wobei die Länge des Großhirns in Prozenten der Schädelbreite ausgedrückt ist, also $\frac{\text{Großhirnlänge} \cdot 100}{\text{Schädelbreite}}$. Folgendes ist das Resultat der Berechnung:

Durchschnittswerte des Längenbreitenindex.

Houdan:	adult	♂ 72	♀ 77
	Küken	96	
Italiener:	adult	♂ 58	♀ 58
	Küken	76	
Bastarde:	adult	♂ 61	♀ 63
	Küken	77	

Je länger der Schädel, desto größer ist der Index. Der Gegensatz zwischen Italiener und Houdan prägt sich hier sehr deutlich aus. Die weiblichen Exemplare der Houdans übertreffen sogar noch die männlichen. Daß der Durchschnittsindex der Bastarde fast dem der Italiener gleichkommt, ist darauf zurückzuführen, daß der größere Teil der Bastarde im allgemeinen die Gehirnform der Italiener besitzt und nur wenige Exemplare die der Houdans. In diesem Index macht auch die geringe Verlängerung des Großhirns, die wir bei einigen Bastarden vom Italienertypus fanden, ihren Einfluß geltend.

Es erübrigt noch eine kurze Bemerkung über den sogenannten Nasensattel. Klatt fand bei Vollhaubenhühnern, zu denen man ja auch die Houdans rechnet, daß die Processus nasales der Praemaxillaria zum größten Teil nicht verknöchern und so die Bildung eines Nasensattels zustande komme. Ich kann diese Angabe nur insofern bestätigen, als diese Teile bei mehreren Houdans schwach ausgebildet waren, in keinem Falle fand ich ein vollständiges Fehlen der Verknöcherung der betreffenden Partien, also einen eigentlichen Nasensattel. Zu der so extrem breit und kräftig entwickelten Stirnbeinpartie bildet diese mangelhafte Verknöcherung einen sonderbaren Gegensatz.

Eine Zusammenfassung des in diesem Kapitel Gesagten ergibt folgendes: Durch die besondere Gestalt des Houdangehirns erleiden die Frontalia eine gewisse Veränderung, sie werden in die Höhe und zugleich auseinander gedrängt, so daß zwischen ihnen noch lange eine Öffnung bestehen bleibt, die sich erst später durch selbständige Verknöcherung ganz oder fast ganz schließt. Die Höhe der Auftreibung — Schädelhöhe — wird in erster Linie bestimmt durch die Form des Gehirns selbst und zweitens

von einem eventuell vorhandenen Hydrocephalus. Extreme Schädelhöhen sind immer auf einen solchen zurückzuführen.

Die Bastarde weisen alle Übergänge auf von der größten Schädelhöhe der Houdans bis zu derjenigen der Italiener. Diese Maße kommen dadurch zustande, daß sich neben den Bastarden mit Italienergehirntypus ohne Hydrocephalus auch solche finden, die einen gewaltigen Hydrocephalus besitzen. Diese letzteren bilden im Höhenmaße den Übergang zu den Bastarden mit dem Gehirntypus der Houdans.

Bei den Houdans besteht eine sexuelle Differenz am Schädel, insofern der männliche Schädel gegenüber dem weiblichen etwas niedriger und breiter ist. Der weibliche Schädel ist im Bereich des Großhirns etwas länger als der männliche.

Die Stirnbeine der Houdans sind in ihrer vordersten Region, rostral am Gehirn, stark verbreitert. Diese Verbreiterung scheint weder von der Ausbildung des Kammes, noch von der Schädelhöhe abhängig zu sein. Vielmehr stellt sie wahrscheinlich ein selbständiges Rassemerkmal dar. Die vordere Stirnbreite der Bastarde variiert.

Der Schädel der Houdans ist in der Großhirnregion im Verhältnis länger, als der der Italiener. Die Bastarde weisen beide Typen auf.

Ein vollkommener Nasensattel konnte bei den Houdans nicht festgestellt werden, wohl aber sind die betreffenden Partien häufig nur schwach ausgebildet.

Das Blutgefäßsystem.

Über das Blutgefäßsystem des Gehirns und der Haube herrschen heute bedeutende Meinungsverschiedenheiten. Klatt und v. Hansemann beschreiben Gefäße, die, vom Gehirn ausgehend, das Schädeldach durchbrechen. Klatt deutet sie als Äste des arteriellen Systems, welche der Haube Blut zuführen, v. Hansemann [1]) dagegen als Emissarien des Hirnblutsinus, also

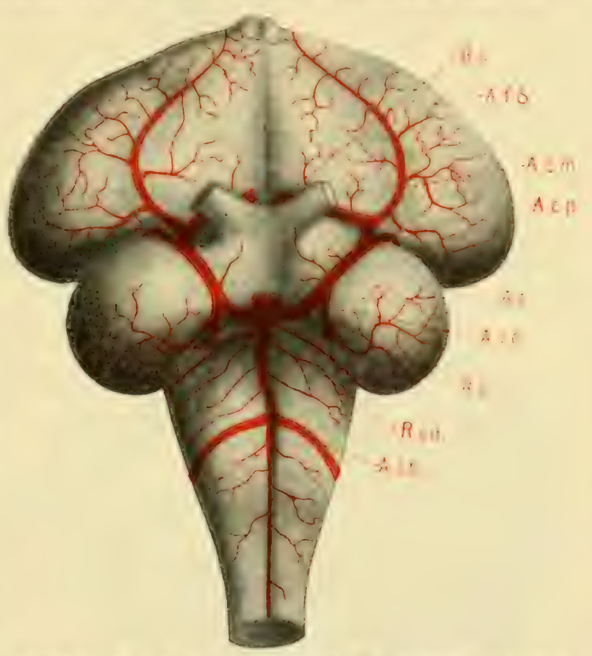
1) v. Hansemann hielt in der Gesellschaft Naturforschender Freunde in Berlin (Sitz.-Ber., Nr. 1, 1911) Mitte Januar 1911 einen Vortrag: „Beitrag zur Entwicklung der Haubenhühner mit besonderer Berücksichtigung der Frage über die Vererbung somatisch erworbener Eigenschaften", bei welcher Gelegenheit er diese Ansicht vertrat. Leider unterließ er es, seinen diesbezüglichen Standpunkt in dem betreffenden Sitzungsbericht genau darzulegen. Ich kann mich daher in der Hauptsache nur auf seine mündlichen Äußerungen beziehen und auf deren Kritik durch Klatt (Sitz.-Ber. der genannten Gesellschaft Nr. 2, 1911, p. 83).

Venen, welche sich im Kamm auflösen. Diese so stark voneinander abweichenden Darstellungen haben mich veranlaßt, das Blutgefäßsystem der Houdans besonders sorgfältig zu studieren und mit dem des gewöhnlichen Haushuhns (Italiener) zu vergleichen.

Ich möchte hier im allgemeinen der Terminologie von HOFMANN folgen, welche durch ihre vergleichend-anatomische Grundlage wohlbegründet erscheint.

Die Hirnarterien der Italiener (Textfig. 23—25).

Die beiden Aa. cerebrales, die in der Gegend der Hypophysis aus dem Schädel zum Gehirn treten, vereinigen sich hier auf eine sehr kurze Strecke (1—2 mm), um sich sofort wieder zu trennen. Jede spaltet sich dann in einen Ramus cranialis und einen Ramus caudalis. Letzterer ist meistens auf einer Seite, entweder rechts oder links, rudimentär. Er versorgt hauptsächlich das Klein- und Mittelhirn und kommt für unsere Untersuchungen nicht weiter in Betracht.



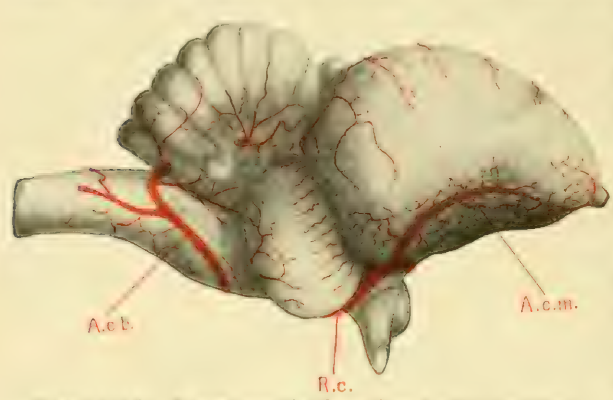
Textfig. 23. Basalansicht eines Italienergehirns mit injizierten Arterien. *A.c.* A. cerebralis; *R.cd.* Ramus caudalis der A. cerebralis; *A.cb.* A. cerebelli; *R.c.* Ramus cranialis der A. cerebralis; *A.l.o.* A. lobi optici; *A.c.p.* A. cerebri posterior; *A.c.m.* A. cerebri media; *A.f.S.* A. fossae Sylvii.

Der Ramus cranialis gibt folgende Äste ab:

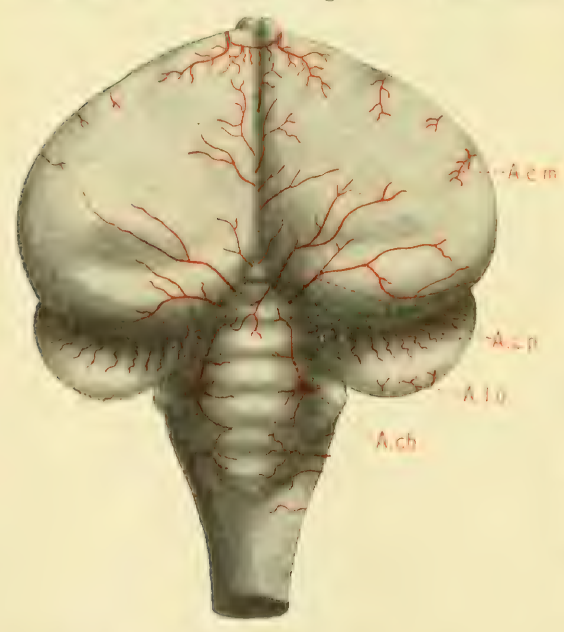
1. Die A. lobi optici. Nach HOFMANN gehört diese Arterie zum Verbreitungsgebiet des Ramus caudalis; bei den Hühnern habe ich ihre Abzweigung jedoch immer am Grunde des Ramus cranialis gesehen.

2. Die A. cerebri posterior. Sie verläuft tief in dem Einschnitt zwischen Groß- und Mittelhirn, wobei sie viele kleine

Äste an die Lobi optici abgibt. Nachdem sie die Plexus chorioidales der Ventrikel 1—3 versorgt hat, teilt sie sich in einen vorderen und einen hinteren Ast. Letzterer ist bei den Hühnern recht klein und scheint oft ganz zu fehlen. Wenn er vorhanden ist, geht er zur Dorsalfläche des Kleinhirns. Der vordere Ast vereinigt sich meist mit dem der anderen Seite und zieht in der Fissura mediana des Großhirns nach vorn. Mit seinen zahlreichen Ästen verbreitet er sich an der ganzen Medialseite und an den hinteren zwei Dritteln der Dorsalseite beider Hemisphären.



Textfig. 24. Lateralansicht desselben Italienergehirns. Bezeichnungen wie Fig. 23.



Textfig. 25. Dorsalansicht desselben Italienergehirns. *A.c.b.* Äste der A. cerebelli; *A.l.o.* Äste der A. lobi optici; *A.c.p.* Äste der A. cerebri posterior; *A.c.m.* Äste der A. cerebri media.

3. Die A. cerebri media. Sie verläuft bei vielen Vögeln direkt lateralwärts, um in der Fossa Sylvii, einer bei den Vögeln nur schwach angedeuteten Grube, auf die Dorsalseite der Hemisphären umzubiegen. Bei den Hühnern dagegen verläuft sie in schön geschwungenem Bogen cranialwärts. Ein kleiner Ast, die

A. fossae Sylvii, gibt die Lage an, wo bei den meisten Vögeln der Hauptstamm der A. cerebri media seinen Verlauf nimmt. Die A. cerebri media versorgt die ganze Basis, die Lateralflächen und das vordere Drittel der Dorsalseite der Hemisphären. Selten geht sie mit den Endästen der A. cerebri posterior Anastomosen ein. HOFMANN betrachtet wohl mit Recht den letzten Teil dieser Arterie nicht mehr als A. cerebri media, sondern als einen Ast derselben, den er A. rhinalis anterior nennt.

HOFMANN gibt, neben kleinen Ästen, die zu dem Chiasma nervorum opticorum, zur Hypophysis und zum Infundibulum gehen, noch einen weiteren medialwärts gelegenen Ast an, eine A. cerebri anterior. Ich habe ein solches Gefäß nie mit Sicherheit erkennen können, da es in dieser Gegend mehrere ganz kleine Gefäße gibt, die man als eine A. cerebri anterior deuten könnte.

Nach Abgabe dieser Äste geht der Ramus cranialis zur Medianebene, durchbricht kurz vor dem Chiasma nervorum opticorum, meist durch ein besonderes Foramen, die Schädelbasis und tritt als A. ophthalmica interna in die Augenhöhle. Sie ist also die direkte Fortsetzung des Ramus cranialis. Dies ist für gewisse Verhältnisse im Gefäßsystem der Houdans von einiger Bedeutung.

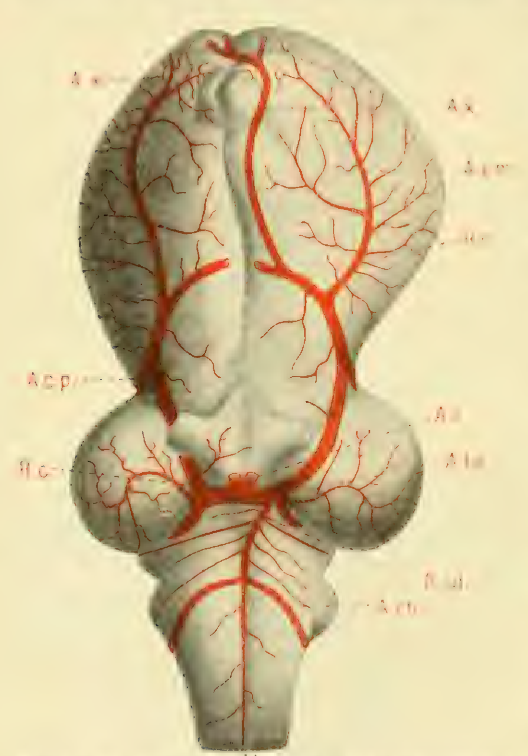
HOFMANN glaubte[1], die A. ophthalmica interna mit einem anderen Namen — Ramus ethmoidalis — belegen zu müssen, „da man unter A. ophthalmica interna ein Gefäß versteht, welches mit dem Nervus opticus durch das Foramen opticum in die Augenhöhle tritt". Meistens geht allerdings die A. ophthalmica interna durch ein besonderes Foramen, das HOFMANN Foramen ethmoidale nennt, in die Augenhöhle. Dieses hat jedoch eine unbestimmte Lage, es befindet sich oft direkt vor dem Foramen opticum, kann aber auch ganz nach vorn bis in die Gegend des Lobus olfactorius rücken, ja die A. ophthalmica interna kann sogar gemeinsam mit dem Nervus olfactorius die Schädelhöhle verlassen. Vereinzelt sah ich aber auch, daß die Arterie die Bedingung, die HOFMANN an eine A. ophthalmica interna stellt, erfüllte: sie passierte mit dem Nervus opticus zusammen das Foramen opticum. In den beiden letzten Fällen fehlte natürlich ein Foramen ethmoidale.

Im übrigen glaube ich, sollte man bei der Vergleichung zweier Arterien ihr Verbreitungsgebiet mindestens ebenso sehr

1) HOFMANN, Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop. 1900, Bd. II, p. 263.

in Betracht ziehen, wie die speziellen Verhältnisse ihres Verlaufes. Da die Untersuchung ergibt, daß die A. ophthalmica interna der Vögel denselben Organen Blut zuführt, wie diejenige der anderen Vertebraten — sie versorgt in der Hauptsache die Augenmuskeln und Tränendrüsen -- ziehe ich es vor, den alten Namen A. ophthalmica interna beizubehalten.

Für uns ist von besonderer Wichtigkeit, daß einige Endäste dieser A. ophthalmica interna zur Stirnhaut gehen und mit der A. facialis externa, der Kopfhautarterie, kommunizieren. Nach Gadow sind diese Stirnäste bei allen Vögeln, welche Schwellkörper auf dem Kopfe tragen, also eine verhältnismäßig große Blutversorgung der Kopfhaut beanspruchen, besonders stark entwickelt.



Textfig. 26. Basalansicht eines Houdangehirns mit injizierten Arterien. Bezeichnungen wie Fig. 23. *A.x.* Arterien x.

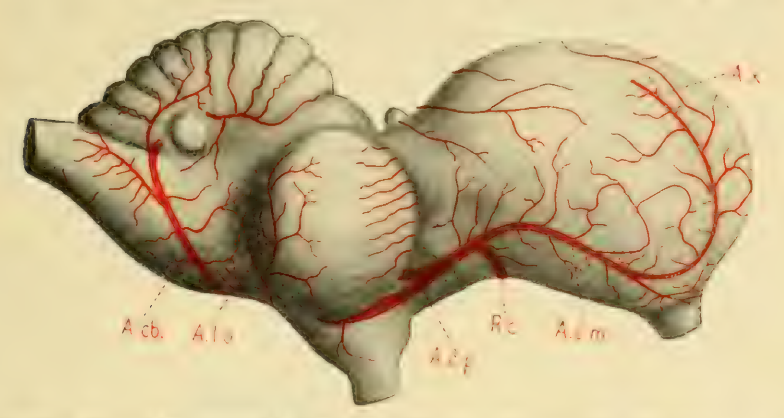
Die Hirnarterien der Houdans

(Textfig. 26—28).

Der einzige Unterschied im Arterienverlauf der Houdans gegenüber dem der Italiener beruht auf den sogenannten durchtretenden Arterien.

Betrachten wir das Arteriensystem der Hirnbasis eines Houdans (Textfig. 26), so sehen wir von dem linken Ramus cranialis, kurz vor seinem Ende, d. h. dem Durchtritt in die Augenhöhle, einen mächtigen Ast abzweigen und in der Medianebene nach vorn bis in die Gegend des Lobus olfactorius ziehen. Auf einem Sagittalschnitt durch den Schädel, wo das ganze Gehirn unverletzt in der einen Schädelhälfte geblieben ist (Textfig. 29) können wir ihn weiter verfolgen. Er geht am Lobus olfactorius vorbei, durch-

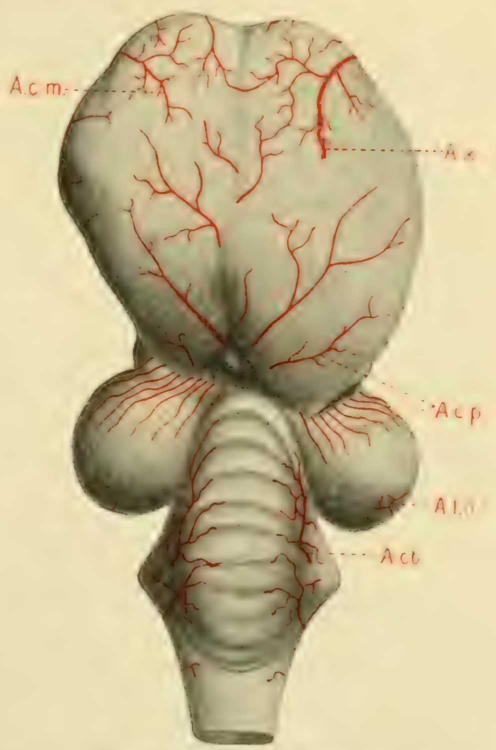
bricht das Stirnbein und endigt in der Haube, wo er sich mit den Ästen der A. facialis externa vereinigt. Er verzweigt sich



Textfig. 27. Lateralansicht desselben Houdangehirns. Bezeichnungen wie Fig. 23.

nicht, ehe er in der Kopfhaut angelangt ist.

Ein zweiter starker Ast geht von der A. cerebri media ab. Derselbe zieht an der Lateralseite der Hemisphären empor zur Dorsalseite, wo er plötzlich aufhört (Fig. 27). Dies ist die Stelle, wo er charakteristischerweise das Schädeldach durchbricht und in die Haube übergeht. Bemerkenswert ist, daß ein solcher Ast der A. cerebri media sich am Gehirn immer stark verzweigt, im Gegensatz zum Verhalten der eben beschriebenen Abzweigung des Ramus cranialis.

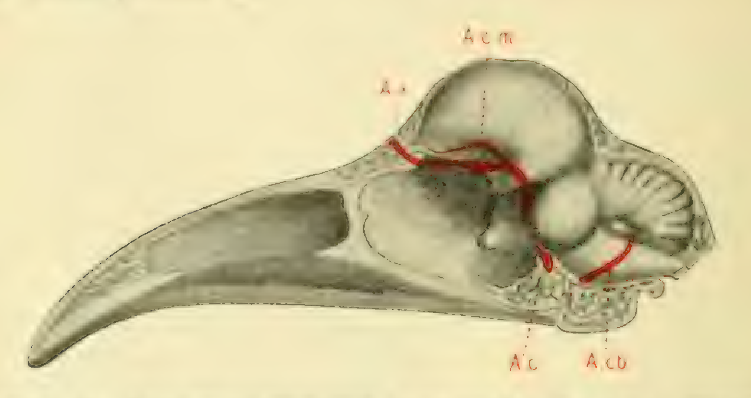


Textfig. 28. Dorsalansicht desselben Houdangehirns. Bezeichnungen wie Fig. 25. *A.x.* Arterien x.

Der Kürze halber verwende ich für alle durch den Schädel in die Haube übergehenden Hirnarterien die Bezeichnung Arterien x, gleichgültig, ob diese ihren Ursprung direkt aus dem Ramus cranialis oder aus der A. cerebri media nehmen.

Unter den Arterien x findet man alle möglichen Variationen; die wichtigsten davon habe ich in den Schemata Textfig. 30—38 zusammengestellt. Unmöglich läßt sich ein Normaltypus aufstellen, da keine der vielen Variationen mit besonderer Konstanz auftritt.

Es können die Arterien x aus allen Teilen des Verbreitungsgebietes des Ramus cranialis entspringen, von der Abzweigung der A. cerebri posterior an.



Textfig. 29. Mediansagittalgespaltener Houdanschädel mit darin liegendem Gehirn und injizierten Arterien. *A.c.* A. cerebralis; *A.c.m.* A. cerebri media; *A.c.b.* A. cerebelli; *A.x.* Arterie x.

Fälle mit einer Arterie x.

Hier sind alle Kombinationsmöglichkeiten vorhanden. Sowohl rechts, wie links kann eine unpaare Arterie x auftreten; sie kann ein Ast des Ramus cranialis oder der A. cerebri media sein (Textfig. 30 und 31).

Fälle mit zwei Arterien x.

Selten beobachtete ich die Arterien x symmetrisch als Äste der A. cerebri media (Textfig. 32), dagegen nie als Äste des Ramus cranialis. Recht häufig findet man auf der einen Seite einen Ast der A. cerebri media, auf der andern einen des Ramus cranialis (Textfig. 33). Ab und zu waren beide Arterien x auf der gleichen Seite, während die andere das normale Verhalten eines Italienerhuhnes aufwies. Einer dieser Fälle ist gleichzeitig ein

Beispiel dafür, daß die Arterie x aus dem Ramus cranialis noch vor Abgabe der A. cerebri media entspringen kann (Textfig. 34). Dieses letztere Verhalten ist äußerst selten. In der überwiegenden Mehrzahl zweigen die Arterien x des Ramus anterior direkt vor dessen Eintritt in die Augenhöhle ab.

Fälle mit drei Arterien x.

Bei allen meinen Injektionspräparaten mit drei Arterien x gehörten zwei der A. cerebri media an und eine dem Ramus cranialis. Einmal sah ich, daß sich die A. cerebri media der einen Seite in zwei gleich starke Äste spaltete, die beide zu Arterien x wurden (Textfig. 35). Ein andermal zeigte sich das Bild von Textfig. 36: zwei symmetrische Äste der A. cerebri media und ein unpaarer des Ramus cranialis.

Mehr als drei Arterien x am gleichen Objekte konnte ich nie feststellen.

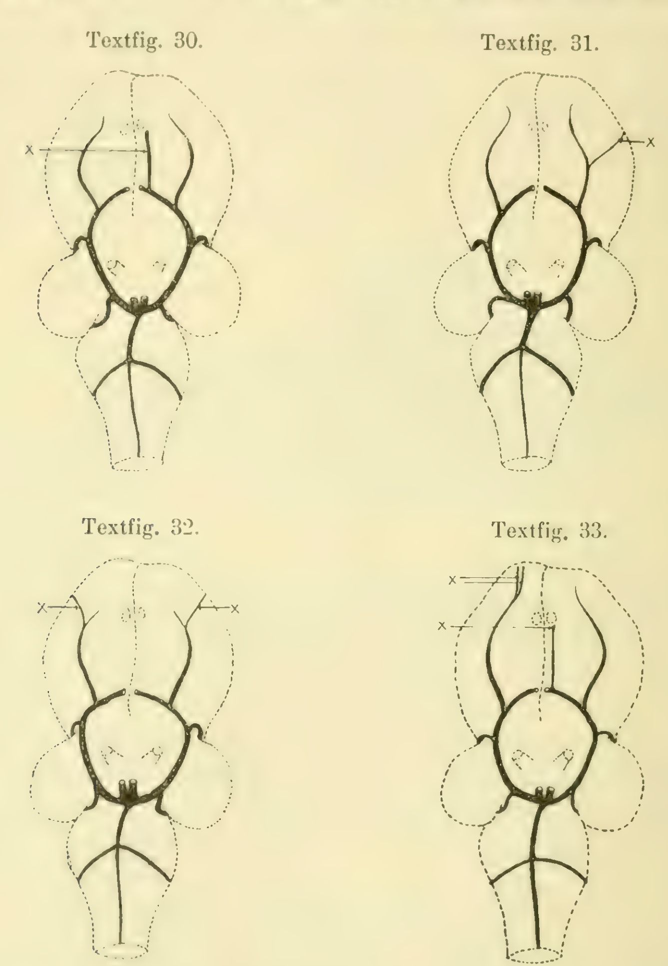
Die Variationsbreite geht soweit, daß eine Arterie x nicht auf der Seite ihrer Abzweigung zu bleiben braucht. Sie kann z. B. links ihren Ursprung nehmen und auf der rechten Seite den Schädel durchbrechen (Textig. 37). Dies fand ich jedoch nur bei einer Abzweigung des Ramus cranialis. In diesem speziellen Falle fehlte die linke A. ophthalmica interna vollkommen, denn der ganze Ramus cranialis wurde zur Arterie x.

Häufig spalten sich die Arterien x unmittelbar bevor sie das Schädellumen verlassen, obwohl sie doch durch ein gemeinsames Loch der Schädeldecke durchtreten. Getrennt münden sie auch in die Äste der A. facialis externa, die die Kopfhaut versorgt. Solche Spaltungen habe ich als der reichen Gefäßverzweigung in der Haube zugehörig betrachtet und sprach daher jeweils von nur einer Arterie x (Textfig. 33).

In der Regel sind die Arterien x, welche aus der A. cerebri media entspringen, kleiner als die, welche aus dem Ram. cranialis direkt ihren Ursprung nehmen, ja zuweilen scheinen sie nur die Rolle von Anastomosen zwischen den Hirn- und Kopfhautarterien zu spielen. So beobachtete ich folgenden Fall (Textfig. 38). Die Arterie x, ein recht kleiner Ast der A. cerebri media, wurde, auf der Dorsalseite des Großhirnes angelangt, immer größer und gab kurz vor ihrem Durchbruch durch den Schädel auffallend viele Zweige zum Gehirn ab. Offenbar war in dieser Partie der Arterie x das Blut aus der Kopfhaut zum Gehirn geströmt, und nicht, wie

gewöhnlich, vom Gehirn zur Kopfhaut. An der Seitenansicht treten diese Verhältnisse deutlich hervor.

In seltenen Fällen können die Arterien x auch gänzlich fehlen, so daß wir dann ein vollkommen normales Verhalten, wie bei Italienerhühnern, vor uns haben. Unter 21 Houdans, bei denen die Injektion wohl gelungen war, fand ich zwei, denen eine Arterie x fehlte. Dem Einwand, daß es sich hier nicht um rein-

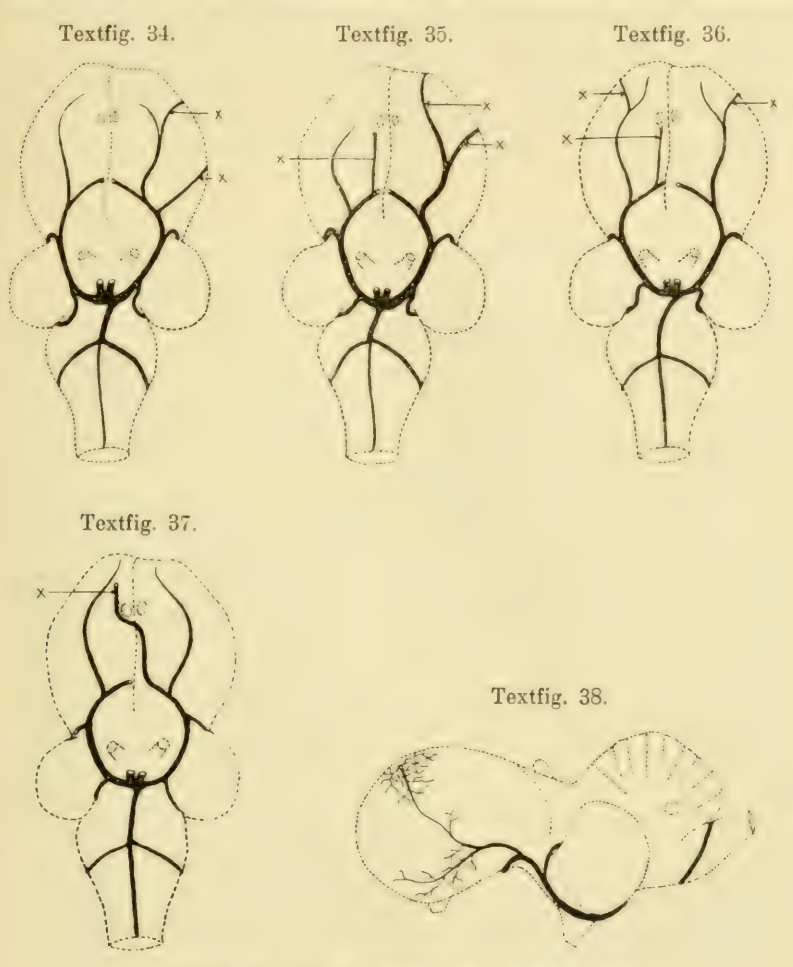


Textfig. 30. Textfig. 31.
Textfig. 32. Textfig. 33.

rassige Tiere handelte, möchte ich gleich jetzt begegnen. Es betrifft zwei Houdanhennen, die sich über ein Jahr in der Zucht des hiesigen Zoologischen Institutes befanden. Es waren Houdans, bei denen alle Rassemerkmale vertreten waren, wie fünf Zehen, Schmetterlingskamm, Federhaube und die charakteristische Schädel-

erhöhung; natürlich zeigte auch das Gehirn die typischen Formen der Haubenhühner. Desgleichen waren sämtliche Nachkommen, die ich von ihnen durch Reinzucht erhielt, charakteristische Houdans.

Ich kann KLATTS Ansicht, wie aus den obigen Darlegungen hervorgeht, also bestätigen, insofern er die durchtretenden Gefäße als Arterien deutet. Er geht aber entschieden zu weit, wenn er diese Arterien x als Rassemerkmal der Haubenhühnern aufstellt.



Textfig. 30—38. Variationen der Arterien x.

Wie schon erwähnt, deutete v. HANSEMANN in seinem Vortrag die durch den Schädel durchtretenden Gefäße als Emissarien des Hirnblutsinus, also Venen. Solche Venen sind allerdings in reichem Maße vorhanden, sie gehen aber nicht in die Haube.

sondern immer nur in den Kamm. Je größer der Kamm ist, desto größer und zahlreicher sind diese Venen. Im übrigen sind sie absolut kein Charakteristikum der Haubenhühner. Bei Italienern habe ich sie in gleichem Maße beobachten können, wie bei den Houdans.

v. Hansemann hat vermutlich keine Injektionen ausgeführt; die Arterien x kann man aber meist nur an injizierten Präparaten mit Deutlichkeit nachweisen. In dem betreffenden Sitzungsbericht fehlt die direkte Angabe, daß die durchtretenden Gefäße Venen seien. v. Hansemann spricht nur von „Vascularisation“ und „Gefäßen“, wobei einmal Arterien, ein andermal Venen gemeint sein können [1]).

Die Hirnarterien der Bastarde.

Bei den Bastarden welche immer eine Haube besitzen, wenn auch eine kleinere als die Houdans, tritt oft eine Arterie x auf, aber ebenso oft kann sie fehlen. Nie fand ich drei Arterien x, recht selten zwei, häufiger eine, und ebenso häufig keine. Im übrigen unterliegt der Verlauf der Arterien x hier den gleichen Variationen, wie bei den Houdans.

Unter den Bastarden gab es viele, deren Gehirn- und Schädelform die typische der Italiener war, wie ich durch Außen- und Innenmaße am Schädel nachweisen konnte. Gleichwohl trugen alle eine Haube, aber nur zirka die Hälfte der Tiere besaß eine Arterie x. Hieraus ergibt sich noch bestimmter als bei den Houdans, daß bei Tieren mit Haube nicht unbedingt auch eine Arterie x vorhanden sein muß, ferner, daß das Auftreten der Arterien x nicht an die Gehirnform der Haubenhühner gebunden ist. Hierauf werde ich bei der Diskussion von Klatts Theorie über die Entstehung der Arterien x zurückkommen.

Über die Kombinationen, in welchen die Haubenhuhn-Gehirnform, die Arterien x und die Haube bei den von mir untersuchten Hühnern auftreten, soll nachstehende tabellarische Zusammenstellung Klarheit schaffen.

---

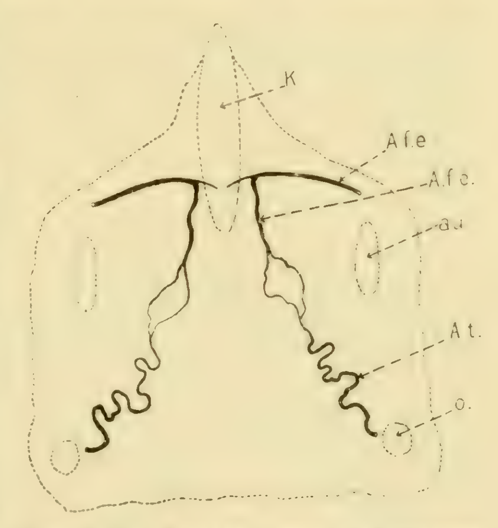
1) Bei einer Besprechung mit Klatt teilte mir dieser persönlich mit, daß v. Hansemann sich im Vortrage unzweideutig dahin geäußert, die durchtretenden Gefäße seien Emissarien des Hirnblutsinus — wie Klatt es auch in seiner schriftlichen Entgegnung angegeben hat.

Haubenhuhngehirnform	Arterie x	Haube	Rasse
fehlt	fehlt	fehlt	Italiener
fehlt	fehlt	vorhanden	Bastarde
fehlt	vorhanden	vorhanden	Bastarde
vorhanden	vorhanden	vorhanden	Bastarde u. Houdans
vorhanden	fehlt	vorhanden	Houdans (Bastarde?)

Die letztgenannte Kombination konnte ich bei den Bastarden nicht feststellen. Es besteht jedoch die Wahrscheinlichkeit, daß sie vorhanden ist. Mein Material an ausgewachsenen Bastarden war zu klein, so daß es fast ausgeschlossen ist, daß meine Präparate alle Kombinationsmöglichkeiten umfassen.

Das Arteriensystem der Haube.

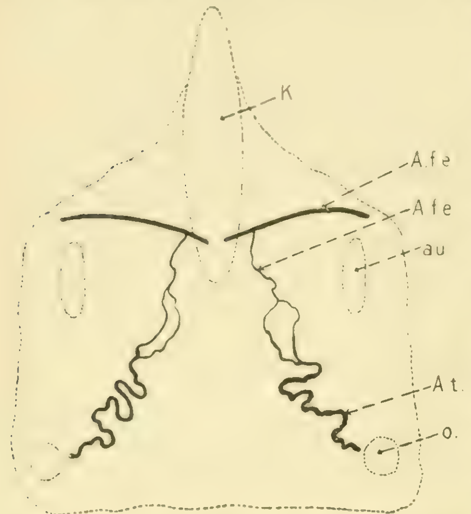
Diejenige Partie der Kopfhaut, die bei den Houdans durch die Haube ausgezeichnet ist, wird bei Italienern wie Houdans durch die A. facialis externa vascularisiert. Sie versorgt, vom Mundwinkel herkommend, zuerst mit einem Ast den Kamm und dann die Kopfhaut. Je größer der Kamm, desto größer ist natürlich auch die Arterie, die zu ihm führt. Ein stark ausgebildeter Kamm nimmt deshalb den größten Teil des Blutes der A. facialis externa für sich in Anspruch, und die Kopfhaut würde stark unterernährt werden, wenn ihr nicht durch andere Arterien Blut zugeführt würde. In der Tat anastomosiert die A. facialis externa immer mit der



Textfig. 39. Kopfhaut einer Italienerhenne, von innen gesehen. *A.f.e.* A. facialis externa; *A.t.* A. temporalis; *K.* Basis des Kammes; *au.* Augenspalte; *o.* Ohrloch.

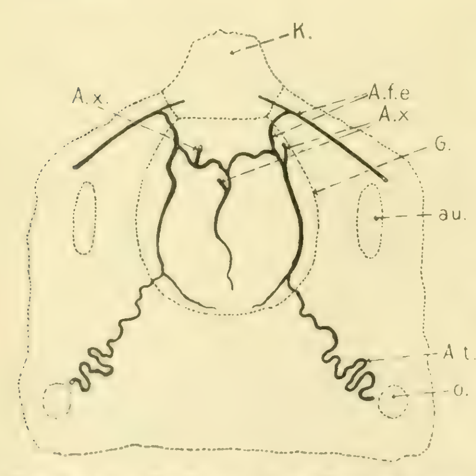
A. temporalis, welche vom Ohr herkommend, in der Hauptsache die Occipital- und Parietalhaut vascularisiert (Textfig. 39 und 40). Ferner gibt, wie wir in dem Abschnitt über die Hirnarterien der Italiener gesehen haben, die A. ophthalmica interna kleine Äste

zur Stirnhaut ab, die sich mit den Ästen der A. facialis vereinigen. So kann durch diese Anastomosen ein Manko in der Blutzufuhr immer ausgeglichen werden.



Textfig. 40. Kopfhaut eines Italienerhahnes, von innen gesehen. Bezeichnungen wie Fig. 39.

Der Kamm der Houdans, namentlich der Hennen, ist, wie gesagt, meist stark reduziert. Infolgedessen ist die A. facialis externa in der Kopfhaut verhältnismäßig groß. Dennoch scheint infolge der starken Federentwicklung die Blutzufuhr durch sie und die Anastomose in den meisten Fällen unzureichend zu sein. Das Auftreten der Arterien x, welche sich in der Kopfhaut sofort mit der A. facialis externa vereinigen, wird dadurch leicht verständlich (Textfig. 41).



Textfig. 41. Kopfhaut eines Houdanhahnes, von innen gesehen. Bezeichnungen wie Fig. 39. *A.x.* Arterien x. *G.* Grenze der Haube.

Bei den meisten Houdanhennen (kleiner Kamm) sind nur 1—2 Arterien x vorhanden, bei den Houdanhähnen (größerer Kamm) gewöhnlich 2—3.

Vergleichsweise von großem Interesse ist eine Variation des Verlaufs der A. ophthalmica interna bei einem jungen Italienerhahn. Derselbe hatte einen sehr stark entwickelten Kamm. Bei der Sektion ergab sich, daß die ganze A. facialis externa, die normalerweise Kamm und Kopfhaut versorgt, in den Kamm ging, nachdem sie nur sehr wenige ganz kleine Äste zur vorderen Stirnhaut

abgegeben hatte, während der größte Teil derselben gar kein Blut von ihr erhielt. Hier mußte also, da selbstverständlich auch die Anastomose mit der A. temporalis fehlte, ein Ausgleich geschaffen werden, ähnlich wie bei der Haube der Houdans. Dieser Ausgleich bestand in folgendem: Die rechte A. ophthalmica interna gab im vorderen Teil der Augenhöhle einen starken Gefäßast ab, der zwischen dem Stirn- und Tränenbein auf die Dorsalseite des Schädeldaches überging, um sich in der Haut aufzulösen. Bei diesem Italiener spielte also dieser Ast der A. ophthalmica interna dieselbe Rolle, wie die Arterien x der Houdans.

Wir wollen noch einen Schritt weiter gehen. Wir sahen bei allen Italienern kleine Endäste der A. ophthalmica interna im vordersten Teil der Augenhöhle zur Stirnhaut abzweigen und sich mit der A. facialis externa verbinden. Sie waren bald stärker bald schwächer ausgebildet, je nachdem, wie stark die A. facialis von den Elementen der Kopfhaut und des Kammes beansprucht wurde.

Der eben beschriebene starke Ast der A. opthalmica interna des Italienerhahnes ist sicher einer solchen Anastomose gleichzustellen. Und nun drängt sich die Frage auf, sind die Arterien x vielleicht auch diesen Anastomosen gleich? In der Tat ist dies nicht von der Hand zu weisen, denn in beiden Fällen gehören die zur Stirnhaut führenden Äste dem Ramus cranialis an, wenn wir bedenken, daß die A. ophthalmica interna die direkte Fortsetzung des Ramus cranialis ist. Der einzige Unterschied ist der, daß bei den Houdans die Arterien x noch im Cavum cranii, bei dem betreffenden Italiener dagegen erst in der Augenhöhle abgehen.

In dem Schema Textfig. 42 habe ich alle hier besprochenen Arterien in eine Ebene projiziert und die Knochenteile, welche Schädelhöhle, Augenhöhle und Stirnhaut voneinander abgrenzen, durch gestrichelte gerade Linien dargestellt. So wurde es möglich, alle Verbindungen, die die Arterien untereinander eingehen, nebeneinander anzugeben.

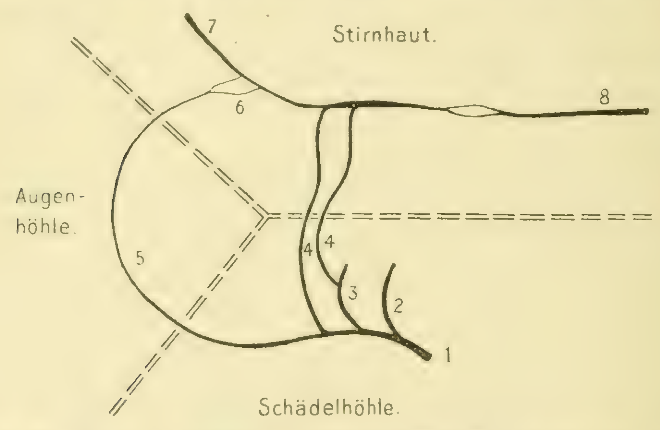
Außer den Ästen des Ramus cranialis — A. cerebri posterior und A. cerebri media — sind zwei Arterien x eingetragen. Die eine derselben entspringt von der A. cerebri media, die andere vom Ramus cranialis selbst. Beide durchsetzen den Schädel und münden in der Stirnhaut in die A. facialis externa. Verfolgen wir den Ramus cranialis weiter, so sehen wir ihn als A. ophthalmica interna die Augenhöhle passieren und mit kleinen Endästen, welche man auch bei den Italienern regelmäßig antrifft, ebenfalls in die

A. facialis externa einmünden. Diese kleinen Verbindungen erfüllen also den gleichen Zweck, wie die Arterien x.

Demnach stellen sie nicht etwas ganz neues dar, sondern sie sind eine Vermehrung von schon beim gewöhnlichen Haushuhn vorhandenen Anastomosen, welche den Ramus cranialis der A. cerebralis resp. die A. ophthalmica interna mit der A. facialis externa verbinden.

Die Vermehrung solcher Anastomosen kann uns nicht weiter wunder nehmen, wenn wir bedenken, welchen Schwankungen die Gefäße hier, wie überhaupt, unterliegen.

Nach RATHKE (1856) ist der Blutstrom der A. ophthalmica interna bei vielen Schlangen gerade umgekehrt, als hier be-



Textfig. 42. Schema der Gehirn- und Haubenarterien eines Houdan. *1* Ramus cranialis der A. cerebralis; *2* A. cerebri posterior; *3* A. cerebri media; *4* Arterien x; *5* A. ophthalmica interna; *6* Endzweige der A. ophthalmica interna, die in der Kopfhaut mit der A. facialis externa anastomosieren; *7* A. facialis externa; *8* A. temporalis.

schrieben. Durch Anastomosen fließt das Blut aus der A. facialis externa in die A. ophthalmica interna, und durch sie dem Gehirne zu. Er hält dies für eine sekundäre Erscheinung, da beim Embryo der Blutstrom immer von den Gehirnarterien und nicht von der A. facialis externa ausgehe. HOFMANN fand das gleiche bei allen von ihm untersuchten Hühnern. Ich kann allerdings diese Befunde nicht bestätigen. Es kann wohl als Ausnahmefall vorkommen, daß das Blut durch die A. ophthalmica interna dem Gehirn zuströmt, doch ist dies keinesfalls die Regel. Immerhin mag man hieraus erkennen, wie starken Variationen diese Gefäße unterliegen.

Trotzdem v. HANSEMANN das Bestehen der Arterien x bestreitet, nimmt er doch eine stärkere arterielle Vascularisierung der Hautpartie der Haube an. Er glaubt, die A. facialis externa habe sich den Verhältnissen der Haube angepaßt und entsprechend vergrößert. Er vergleicht das mit Erscheinungen der menschlichen pathologischen Anatomie, z. B. des Riesenwuchses, wo sich die Gefäße proportional der Größe der Extremitäten erweitert haben.

v. HANSEMANN hat im Prinzip recht. Es findet bei den Haubenhühnern eine Gefäßerweiterung statt, jedoch ist es nicht die A. facialis externa, welche sich erweitert, sondern es vermehren sich die Anastomosen zwischen der A. facialis externa und dem Ramus cranialis der A. cerebralis.

Auf Grund solcher Vergleiche kommt v. HANSEMANN zu der Annahme, daß die stärkere oder schwächere Vascularisierung der Kopfhaut je nach dem Bedürfnis ausgebildet wird, und weiter schließt er, die Haube sei zuerst entstanden und erst ihr Vorhandensein habe die stärkere Vascularisierung bedingt. Kurz gesagt, die Haube sei primär und ihre reiche Gefäßversorgung sekundär. Ich möchte mich dieser Ansicht v. HANSEMANNS anschließen; doch scheint mir die ganze Frage nach der Priorität dieser Organe vollkommen nebensächlicher Natur zu sein, und ich hätte sie ganz übergangen, wenn nicht KLATT gerade die entgegengesetzte Ansicht vertreten hätte, die er auch noch in seiner letzten Veröffentlichung über die Haubenhühner beibehalten hat.

KLATT sagt[1]: „Es ist klar, daß durch diese überreiche Blutversorgung“ (gemeint sind die Arterien x) „die betreffenden Hautpartien stärker ernährt werden; Federn wie Unterhautbindegewebe werden infolgedessen hypertrophieren.“ Nach ihm muß eine Arterie x vorhanden sein, wenn eine Haube vorhanden ist, da er die Arterie x als das Primäre ansieht. Als Gegenbeweis führe ich meine beiden vorhin beschriebenen Houdanhennen an, bei denen unzweifelhaft eine Arterie x fehlte, ferner einige von meinen Bastarden, die wohl eine Haube, aber keine Arterie x besaßen.

Bei allen diesen Tieren fehlte dasjenige Moment, das KLATT als Ursache der Haube annimmt, sie selbst dagegen ist vorhanden. Somit ist es klar, daß sie nicht durch Hypertrophie entstehen kann, daß KLATTS Annahme demnach hinfällig ist.

1) Zool. Anzeiger, Bd. XXXVI, Nr. 14/15, p. 285.

Auch die Tatsache schon, daß die Haube konstant vorkommt, die Arterien x hingegen sehr stark variieren, spricht gegen die Anschauung KLATTS, daß letztere primär entstanden seien.

KLATTS Hypothese über die Entstehung der Arterien x.

In seinem ersten Aufsatz [1]) stellt KLATT über das Entstehen der Arterien x nachstehende Hypothese auf:

„Da wir diese Abnormität" (den Durchtritt der Hirnarterien) „immer finden und nur immer finden, wenn auch zugleich eine hydrocephalische Veränderung des Gehirns vorliegt, so nehme ich an, daß durch diese letztere der Gefäßdurchtritt verursacht wird. Das Bindegewebe, welches das embryonale Gehirn umgibt, wird durch den Druck des übermäßig wachsenden Gehirnes stark gedehnt und verliert an Dicke, wie man auf Schnitten leicht wahrnimmt. Man kann sich wohl vorstellen, daß da leicht ein Gefäßast durch diese dünne Lage hindurchwächst, um sich mit den Gefäßen der Haut zu verbinden. Tritt dann später in der bindegewebigen Umhüllung des Gehirns die Verknöcherung ein, so werden diese Partien als Gefäßlöcher ausgespart."

Zunächst möchte ich KLATT entgegnen, daß es viele Haubenhühner ohne Hydrocephalus gibt, wie wir im Kapitel über das Gehirn gesehen haben. Es fand sich bei diesen Tieren eine ebenso gut entwickelte Haube sowohl, wie auch eine Arterie x. Diese Tatsache allein vermag die Hypothese von KLATT stark ins Wanken zu bringen, da nach ihm der Hydrocephalus die Ursache des Auftretens der Arterien ist und damit indirekt auch der Haube. Bei diesen Haubenhühnern ohne Hydrocephalus fehlt also die von KLATT angenommene Ursache des Auftretens der Arterien x, die Wirkung jedoch, das Durchtreten derselben, sowie die Ausbildung der Haube ist vorhanden.

Aber auch dann, wenn KLATT annehmen würde, die allgemeine Gehirnform der Haubenhühner, abgesehen vom Hydrocephalus, sei die direkte Ursache des Durchtritts der Arterien x, kann seine Hypothese nicht aufrecht erhalten bleiben; denn einige meiner Bastarde, die die Gehirnform der Italiener und trotzdem eine Arterie x aufwiesen, sind Beweis genug, daß die Arterien x vollkommen unabhängig von der Gehirnform auftreten können.

Auch die Art und Weise, wie sich KLATT den Vorgang des Durchtretens vorstellt, beruht auf Irrtum. So sagt er, das

1) Zool. Anzeiger, Bd. XXXVI, Nr. 14/15, p. 287.

übermäßig wachsende Gehirn der Haubenhühner übe einen Druck auf das umgebende embryonale Bindegewebe aus, welches dadurch gedehnt werde und an Dicke verliere. Dem möchte ich entgegnen, daß ich bei allen meinen Houdanembryonen, selbst ganz jungen, eine im Verhältnis dickere gallertartige Bindegewebsschicht über dem Großhirn gefunden habe, als bei Italienern. An den Fig. 11, 12, 18 und 19 kann man sich hiervon leicht überzeugen. Auch die Abbildungen, die v. Hansemann in seinem Aufsatz gibt, weisen dieselben Verhältnisse auf. Hätte das Gehirn auch nur einen leichten Druck auf die Kopfhaut ausgeübt, so würde das gallertige Bindegewebe wohl eine festere Konsistenz angenommen haben.

In dieser für die Houdanembryonen typischen Unterhautbindegewebsverdickung ist die Anlage der späteren Haube zu suchen.

Zum Schlusse möchte ich noch einmal auf Textfig. 29 verweisen. Wir sahen hier die Arterie x nach vorn ziehen und rostral vom Gehirn den Schädel passieren. An dieser Stelle konnte doch unmöglich ein Druck des Gehirns auf das umgebende Bindegewebe die Arterie zum Durchbruch veranlassen. Eine derartige Lagerung der Arterie x ist nicht etwa ein Einzelfall, nein, alle Arterien x, die aus dem letzten Abschnitt des Ramus cranialis entspringen, haben den nämlichen Verlauf.

Mit all diesen Argumenten glaube ich die Hypothese von Klatt zur Genüge widerlegt zu haben.

Wir sahen also in dem Kapitel über das Blutgefäßsystem, daß die meisten Houdans Gefäße besitzen, welche das arterielle System des Gehirns mit dem der Haube verbinden. Diese Arterien x gehören immer dem Verbreitungsgebiet des Ram. cranialis der A. cerebralis an und können von ihm selbst oder seinem Aste, der A. cerebri media entspringen. Ihr Auftreten ist weder durch die Gehirn- noch die Schädelform der Houdans bedingt. Sie treten nur dann auf, wenn die A. facialis externa trotz der Anastomose mit der A. temporalis und den Endästen der A. ophthalmica interna allein nicht imstande ist, die Haube in genügender Weise zu vascularisieren.

Schon beim Italiener steht der Ramus cranialis der A. cerebralis mit der A. facialis externa in Verbindung und zwar durch Endäste der A. ophthalmica interna. Bei den Houdans kommen weitere Anastomosen in Gestalt der Arterien x hinzu. Die

Arterien x stellen also nur eine Vermehrung schon vorhandener Anastomosen dar.

Zusammenfassung.

Die Haubenhühner zeigen im Gegensatz zu allen übrigen Hühnern eine ganz besondere Ausbildung des Gehirns, welcher wiederum der Schädel sich anpassen muß. Das Großhirn weist in seiner vordersten Partie eine starke Vergrößerung auf, welche durch einen häufig vorhandenen Hydrocephalus noch bedeutend erhöht werden kann. Diese merkwürdige Gestalt gab schon sehr früh Anlaß zu näherer Untersuchung. Neben vielen kleineren Arbeiten aus dem Ende des 18. und Anfang des 19. Jahrhunderts ist in erster Linie die Arbeit von Hagenbach (1839) zu nennen, in welcher nach einer eingehenden Beschreibung der morphologischen Verhältnisse die Haubenhühner als Hemicephalen bezeichnet werden. Dann kamen Spring und Virchow, welche in der Hirnform der Haubenhühner einen Hirnbruch (Encephalocele) erblickten. Bis in die neueste Zeit hinein hat sich diese Ansicht erhalten können; so hält P. Ernst (Mißbildungen des Nervensystems) noch daran fest, und auch der Artikel „Mißbildungen" von E. Schwalbe im Handwörterbuch der Naturwissenschaften 1912 enthält noch eine ganz kurze Bemerkung über die Houdanhühner, welche wohl auch in diesem Sinne gedeutet werden muß. v. Hansemann, welcher die Erblichkeit pathologischer Erscheinungen bestreitet, wies nach, daß die Annahme, es handle sich um Encephalocele, unberechtigt sei. Er glaubt, die Haubenhühner haben einen zwar von dem gewöhnlichen Typus abweichenden — dolichocephalen — im übrigen aber vollkommen normalen Kopf.

Eine weitere Deutung für das merkwürdige Verhalten der Haubenhühner gab uns Klatt. Dieser Autor behauptet, die ganze Abweichung im Gehirn- und Schädelbau der Haubenhühner werde durch einen Hydrocephalus erzeugt.

Allerdings haben die meisten Houdans einen Hydrocephalus, jedoch kommen auch Exemplare vor, deren Ventrikel absolut normale Dimensionen aufweisen und trotzdem jene typische Gehirnform besitzen. Es kann also nicht der Hydrocephalus die Ursache der besonderen Gehirnform der Haubenhühner sein.

Wie wir an Sagittal- und Frontalschnitten sehen konnten, ist die Ursache ganz wo anders zu suchen. Das Telencephalon der Houdans hat in weit größerem Maße das Bestreben, in der Richtung

der Längsachse zu wachsen, als dasjenige der übrigen Hühner. Die Corpora striata nehmen hauptsächlich in ihrer rostralen Partie an Dicke zu, wodurch eine Überwölbung über den Olfactorius zustande kommt. Die kaudale Partie des Großhirns ist dagegen arm an Hirnsubstanz, das Großhirn verjüngt sich daher nach hinten, und so wird eine Art Hals gebildet, der das Großhirn von der übrigen Hirnmasse abhebt.

Eine geringe Längsstreckung des Zwischenhirns erhöht noch diese Wirkung.

Bei den Italienern ist das Wachstum der Corpora striata mehr kaudal und lateral gerichtet, es kommt schon früh im Embryonalleben zu einer Berührung von Großhirn und Lobi optici. Die letzteren, welche am Embryo anfangs eine — von der Seite gesehen — runde Gestalt aufweisen, werden infolge des starken Wachstums der Corpora striata seitlich zusammengedrückt, bis sie eine längliche Form angenommen haben, wie wir sie am Gehirn des erwachsenen Italieners vorfinden. Beim Houdan fehlt naturgemäß dieser Druck der Corpora striata auf die Lobi optici. Es kommt hier infolge der Wachstumsrichtung der Corpora striata gar nicht zu einem Kontakt derselben mit den Lobi optici. Es kann uns daher gar nicht verwundern, daß die Lobi optici der Houdans auch im erwachsenen Zustand ihre rundliche Form beibehalten.

Was den Schädel anbetrifft, so ist für ihn natürlich das Gehirn formbestimmend. Er ist bei den Houdans höher, als bei den Italienern. Infolge des starken Wachstums der Hirnsubstanz in der rostralen Gegend des Großhirns müssen auch die Frontalia bedeutend größere Dimensionen annehmen, um in der Medianebene über dem Gehirn zum Verschlusse gelangen zu können. Die Folge davon ist, daß sie eine dünne Knochenplatte bleiben und daß sich lange Zeit ein großes Loch in der Mitte der Schädeldecke erhält, welches sich erst im Alter mehr oder weniger schließt, und zwar durch selbständige Verknöcherung, nicht durch Entgegenwachsen der Ränder der Frontalia.

Durch Messungen an den Schädeln konnten wir ferner einzelne Unterschiede am Houdan- und Italienerschädel feststellen. Neben der größeren Schädelhöhe der Houdans ist die außerordentliche Breite der Stirnbeine in ihrer rostralen Partie am auffallendsten. Dieselbe scheint nach unseren Feststellungen weder eine Folgeerscheinung des Schmetterlingskammes noch der Houdangehirnform zu sein.

Entsprechend dem Großhirn ist auch der ganze Schädel der Houdans länger als beim Italiener.

Bei den Haubenhühnern finden wir ein eigentümliches Verhalten im Blutgefäßsystem des Kopfes. Ein oder mehrere oft recht starke Gefäßstämme durchbohren die Frontalia und treten, von den Hemisphären des Großhirns kommend, in die Kopfhaut über. Wir mußten KLATT beipflichten, welcher in diesen Gefäßen Arterien erblickt, und so gegen v. HANSEMANN Stellung nehmen. Diese Gefäße entspringen dem Ramus cranialis der A. cerebralis selbst oder seinem Aste, der A. cerebri media, und vereinigen sich in der Haube mit den Ästen der A. facialis externa. Sie stellen also eine direkte Verbindung, eine Anastomose zwischen Ramus cranialis arteriae cerebralis und A. facialis externa dar. Aber auch beim Italiener finden wir eine Verbindung zwischen diesen Arterien, nur hat dieselbe hier eine andere Lage und besitzt nicht annähernd die gleiche Stärke. Der Ramus cranialis arteriae cerebralis, der sich als A. ophthalmica interna in die Augenhöhle fortsetzt, sendet von hier aus feine Ästchen zur Kopfhaut, welche in die A. facialis externa einmünden. Die bei den Haubenhühnern am Kopfe neu auftretenden Arterien stellen also nur eine Vermehrung und Verstärkung schon bei Italienern vorhandener Anastomosen dar.

Das Auftreten dieser Arterien scheint nur von dem Vorhandensein einer Haube abhängig zu sein, mit der Gehirnform dagegen, wie die Bastarde zeigen, nicht in direktem Zusammenhange zu stehen.

Bevor ich meine Ausführungen schließe, sei es mir gestattet, an dieser Stelle meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Prof. Dr. LANG und Herrn Prof. Dr. K. HESCHELER, den wärmsten Dank für das rege Interesse und das weitgehende Entgegenkommen, das sie meiner Arbeit zuwandten, auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

1) Balfour, F. M., Handbuch der vergleichenden Embryologie, 1880—1881.

2) Barkow, H., Anatomisch-physiologische Untersuchungen, vorzüglich über das Schlagadersystem der Vögel. Meckels Archiv f. Anat. und Phys. 1829 und 1830.

3) Ders., Disquisitiones recentiores de arteriis mammalium et avium. Nov. Act. Acad. Leop. Car. Nat. Cur., Bd. XX, 1843.

4) Bechstein, Ökonom. Naturgeschichte, Bd. III, Abt. 2 (zitiert nach Hagenbach).

5) Berger, L'origine et le mode de développement de certains encephalocèles. Revue des Chir. 1890.

6) Blumenbach, J. F., De anomalis et vitiosis quibusdam nisus formativi aberrantionibus commentatio recitata d. 11. Jul. 1812. In: Commentationes societatis regiae scient. Gött. recentiores classis physicae, Vol. II ad a. 1811—13 (zitiert nach Hagenbach).

7) Borellus, P., Historiarum et Observationum medico-physicarum Centuriae IV. Francofurti 1670, Centuria 2, p. 157 (zitiert nach Hagenbach).

8) Brandis, F., Untersuchungen über das Gehirn der Vögel. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLI, XLIII, XLIV, 1893—95.

9) Buffon, Histoire naturelle des oiseaux, Bern 1792, Tome III.

10) Bumm, A., Das Großhirn der Vögel. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XXXVIII, 1883.

11) Burdach, Vom Bau und Leben des Gehirns. Leipzig 1819.

12) Carus, C. G., Versuch einer Darstellung des Nervensystems und des Gehirns. Leipzig 1814.

13) Davenport, C. B., Inheritance in Poultry. Publ. Carnegie Inst. Washington, Nr. 52, 1906.

14) Duerst, J. U., Selektion und Pathologie. Arbeiten der Deutschen Gesellschaft für Züchtungskunde 1911, H. 12.

15) Edinger, Ludwig, Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. 5. Untersuchungen über das Vorderhirn der Vögel. Abh. Senkenb. Nat. Ges. Frankfurt a. M., Bd. XX, 1903.

16) Ders., Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere, Bd. II, 1908.

17) Edinger, L. und Wallenberg, A., Untersuchungen über das Gehirn der Taube. Anat. Anzeiger, Bd. XV, 1899.

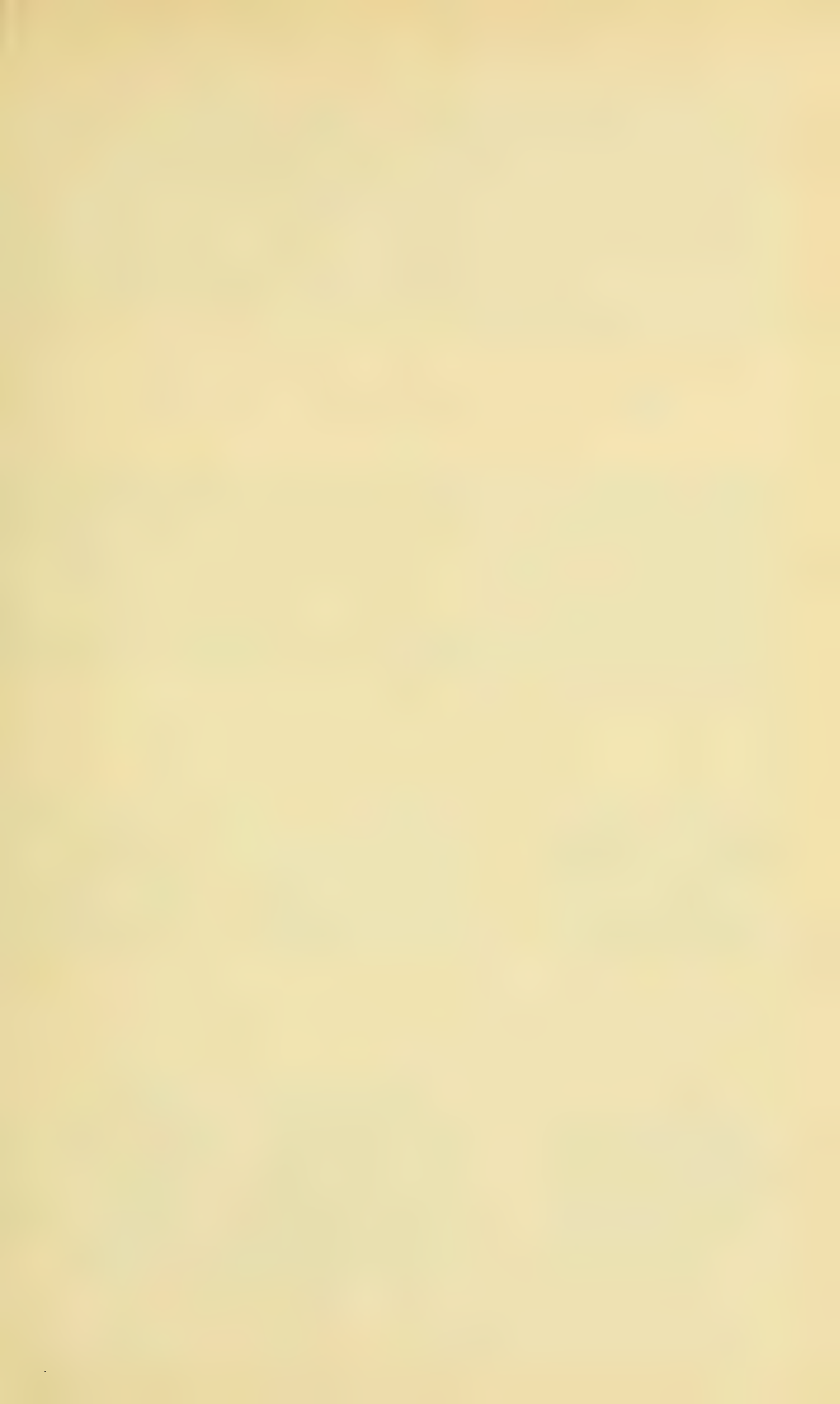
18) Ernst, P., Mißbildungen des Nervensystems. In: Schwalbes Handbuch der Pathologie 1909.
19) Fürbringer, M., Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Amsterdam-Jena 1888.
20) Gadow, H., Die Vögel. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. VI, 1891.
21) Gage, Susanna Phelps, Notes on the Chick's Brain. Proc. Amer. Ass. Adv. Sc. 48[th] Meet. 1899.
22) van Gehuchten, A., La structure des Lobes optiques chez l'embryon de poulet. La Cellule, VIII, fasc. 1, 1892.
23) Hagenbach, E., Untersuchungen über den Hirn- und Schädelbau der sog. Hollenhühner. Müllers Archiv f. Anat. und Phys. 1839.
24) v. Hansemann, D., Deszendenz und Pathologie. Berlin 1909.
25) Ders., Beitrag zur Entwicklung der Haubenhühner mit besonderer Berücksichtigung der Frage über die Vererbung somatisch erworbener Eigenschaften. Sitz.-Ber. der Ges. Naturf. Freunde, Berlin 1911.
26) Henrich, G., Untersuchungen über die Anlage des Großhirns beim Hühnchen. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Physiol. München, Bd. XII, Heft 1—3, 1896.
27) His, W., Zur Morphologie des Gehirns. Arch. f. Anat. und Entwicklungsgesch. 1892.
28) Ders., Über das frontale Ende des Gehirnrohres. Arch. f. Anat. und Physiol., Anat. Abt. 1893.
29) Hofmann, M., Zur vergl. Anatomie der Gehirn- und Rückenmarksarterien der Vertebraten. Zeitschr. f. Morph. und Anthrop., Bd. II, 1900.
30) Ders., Zur vergl. Anatomie der Gehirn- und Rückenmarksvenen der Vertebraten. Zeitschr. f. Morph. und Anthrop., Bd. III, 1901.
31) Kalischer, Otto, Weitere Mitteilungen zur Großhirnlokalisation bei den Vögeln. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin, 1. Halbband, 1901.
32) Kamon, K., Zur Entwicklungsgeschichte des Gehirns des Hühnchens. Anat. Hefte, Bd. XXX, 1906.
33) Keibel, Franz, Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Huhns, 1900.
34) Klatt, B., Zur Anatomie der Haubenhühner. Zool. Anzeiger, Bd. XXXVI, 1910.
35) Ders., Zur Frage der Hydrocephalie bei den Haubenhühnern. Sitz.-Ber. der Ges. Naturf. Freunde, Berlin 1911, Heft 2.
36) Kupffer, K., Die Morphogenie des Zentralnervensystems. In: Handb. d. vergl. und experiment. Entwicklungslehre, herausgegeben von O. Hertwig, 1906.
37) Meckel, J. Fr., Beitrag zur Geschichte des Gefäßsystems der Vögel. Meckels Arch. f. Anat. und Phys. 1826. Nachträgliche Bemerkungen zu den früheren Beiträgen zur Geschichte des Gefäßsystems der Vögel. Ebenda 1829.

38) Meckel, A., Anatomie des Gehirns der Vögel. Meckels Arch. f. Physiol., Bd. II, 1816.
39) Milhalkovics, V. v., Entwicklungsgeschichte des Gehirns, 1877.
40) Münzer, E. und Wiener, H., Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Zentralnervensystems der Taube. Monatsschr. f. Psychiatrie und Neurologie, Bd. III, 1898.
41) Ottley, W., A description of the vessels of the neck and head in the Ground-Hornbill (Bucorvus abyssinicus) Proc. Zool. Soc. London, Pt. III, 1879.
42) Pallas, De spicilegiis Zoologicis, Tome I, fasc. 4 (zitiert nach Hagenbach).
43) Parker, W. K., On the Osteology of Gallinaceous Birds and Tinamous. Trans. Zool. Soc., Vol. V, Pt. III, 1862.
44) Ders., On the structure and developpement of the skull of the common fowl. Philos. Transact. of the Roy. Soc., London 1869.
45) Ders., On the structure and the developpement of the Birds Skull. Trans. Linn. Soc. London II. Series Zoology, Vol. I, 1876.
46) Ders., On the morphology of the Gallinaceae. Trans. Linn. Soc. London, Pt. VI, II. Ser. Zoology, Vol. V, 1891.
47) Rabl, C., Bemerkungen über die Segmentierung des Gehirns. Zool. Anz., Bd. VIII, 1885.
48) Ramon y Cajal, Sur la fine structure du lobe optique des oiseaux et sur l'origine réelle des nerfs optiques. Journ. Internat. d'Anatomie et de Physiol., V, VIII, 1891.
49) Rathke, H., Bemerkungen über die Carotiden der Vögel und der Krokodile. Müllers Arch. f. Anat. und Phys. 1850.
50) Ders., Bemerkungen über die Carotiden der Schlangen. Denkschr. d. Kais. Akad. der Wiss., math. naturw. Kl., Bd. XI. Wien 1856.
51) Ris, F., Über den Bau des Lobus opticus der Vögel. Arch. f. mikr. Anat. und Entwicklungsgesch., Bd LIII, 1898.
52) Sandifort, Ed., Museum anatomicum academiae Lugduno-Batavae, Vol. I. Lugd. Bat. 1793. Serie VII, Monstra XLII (zitiert nach Hagenbach).
53) Schulgin, M. A., Phylogenesis des Vogelhirns. Dissert. Jena 1885.
54) Spring, Monographie de la hernie du cerveau. Bruxelles 1853.
55) Stieda, L., Studien über das zentrale Nervensystem der Vögel und der Säugetiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XIX, 1869.
56) Strasser, H., Zur Entwicklung und Pneumatisation des Taubenschädels. Anat. Anz., Bd. XXVII, Ergänz.-Hefte 1905.
57) Tiedemann, F., Anatomie und Bildungsgeschichte des Gehirns. Nürnberg 1816.
58) Tonkoff, W., Zur Entwicklungsgeschichte des Hühnerschädels. Vorläufige Mitteilung. Anat. Anz. Bd. XVIII, 1900.
59) Treviranus, G. R., Untersuchungen über Bau und Funktion des Gehirns. Bremen 1820.
60) Virchow, R., Krankhafte Geschwülste I. Virchows Arch., Bd. XXVII, 1863.
61) Vriese B., de, Sur la signification morphologique des artères cérébrales. Arch. de Biol., Tome XXI, 1904.

Erklärung der Figuren zu Taf. III.

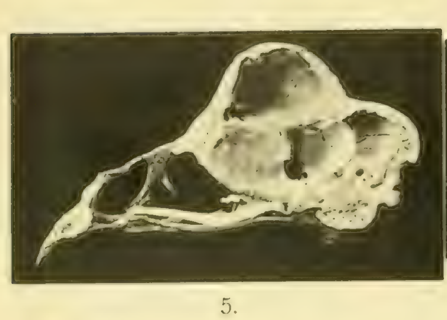
Fig. 1. Schädel eines Houdans, von der Seite gesehen.
„ 2. Schädel eines Italieners, von der Seite gesehen.
„ 3. Schädel eines Houdans, von oben gesehen.
„ 4. Schädel eines Italieners, von oben gesehen.
„ 5. Schädel eines Houdans, sagittal durchschnitten.
„ 6. Schädel eines Italieners, sagittal durchschnitten.
„ 7^a—7^d. Schädel von Houdanküken.
„ 8^a u. 8^b. Bastardschädel vom Houdantypus.
„ 9^a—9^c. Bastardschädel vom Italienertypus.
„ 10^a—10^c. Schädel von Italienerküken.
„ 11 u. 12. Bastardschädel, sagittal durchschnitten.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

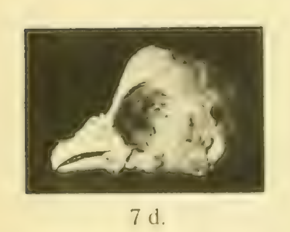



1.

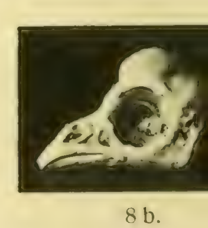

2.


5.


6.


7 d.


8 a.


8 b.


10 a.


10 b.

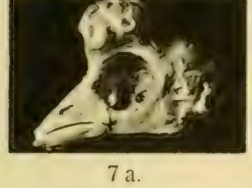

10 c.

Neumann.

Verlag vo



3.

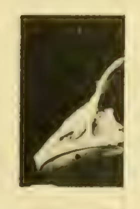


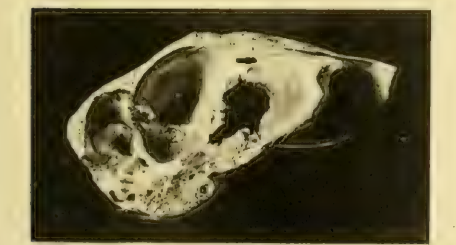
7 a.





9 a.





11.

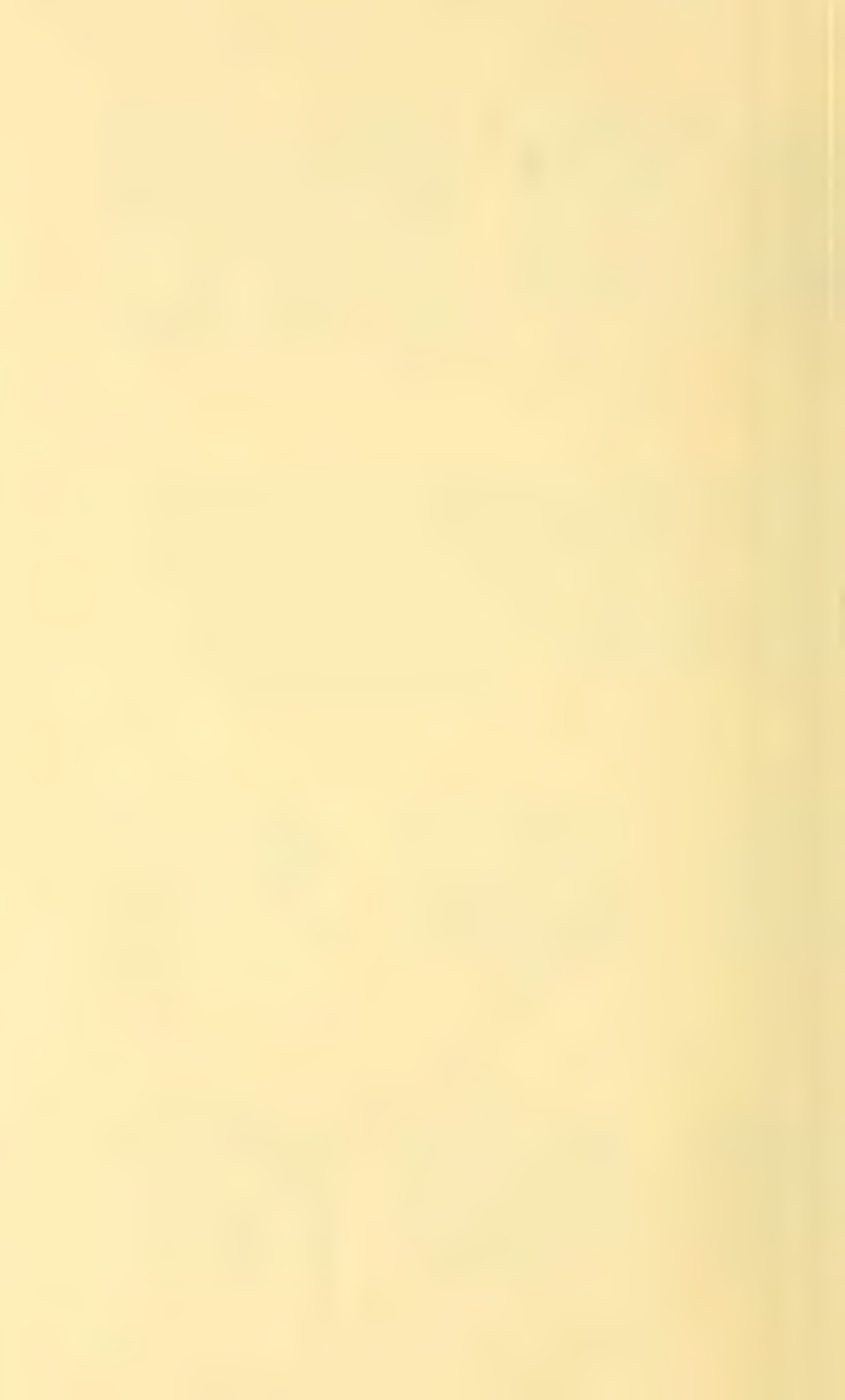
Lichtı

ɛen
mit

fes

ıo-

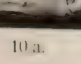
stav Fischer in Jena.



1 2. 3. 4

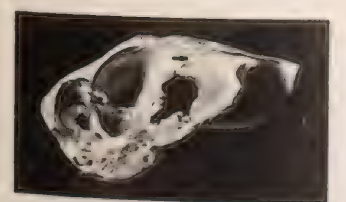
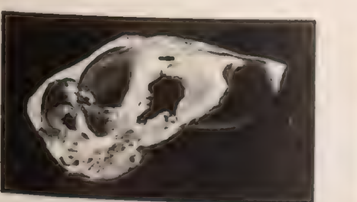
5. 6. 7 a. 7 b. 7 c.

7 d. 8 a. 8 b. 9 a. 9 b. 9 c.



10 a.


10 b.


10 c.



11.


12.


Neumann.

Gustav Fischer in Jena



Jahresbericht

der

Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft

zu Jena

für das Jahr 1913 erstattet von

Johannes Meisenheimer.

I. Sitzungen.

Im Jahre 1913 fanden 12 Gesamtsitzungen mit 12 Vorträgen statt, außerdem hielt die Sektion für Heilkunde 11 Sitzungen mit 95 Vorträgen und Demonstrationen ab.

A. Gesamtsitzungen.

1. Sitzung am 17. Januar.

Herr Maurer: Zur stammesgeschichtlichen Ausbildung des Rumpfes der Wirbeltiere.

2. Sitzung am 31. Januar.

Herr Kionka: Über die Wirkungen des Radiums.

3. Sitzung am 14. Februar.

Herr Schaxel: Die denkenden Pferde und die moderne Tierpsychologie.

4. Sitzung am 28. Februar.

Herr Stübel: Wahrnehmbare Zeichen der Nerventätigkeit.

5. Sitzung am 23. Mai.

Herr Plate: Ein Besuch bei den Elberfelder denkenden Pferden.

6. Sitzung am 20. Juni.

Herr SCHNEIDER: Über schwefelhaltige Glykoside.

7. Sitzung am 4. Juli.

Herr GROBER: Das Elektrokardiogramm.

8. Sitzung am 18. Juli.

Herr HASE: Einfluß der Domestikation auf die Organisation der Haustiere.

9. Sitzung am 7. November.

Herr AUERBACH: Die Variationskurve in der Biologie.

10. Sitzung am 21. November.

Herr LINKE: Neue Versuche zur Theorie des kinematographischen Sehens.

11. Sitzung am 5. Dezember.

Herr SCHAXEL: Zellforschung und Entwicklungsgeschichte.

12. Sitzung am 19. Dezember.

Herr PULFRICH: Kinematographische, stereoskopische und kaleidographische Apparate und Erscheinungen.

B. Sitzungen der Sektion für Heilkunde.

(Bericht erstattet von Herrn Prof. H. BERGER.)

1. Sitzung am 16. Januar.

Herr REHN: Experimente zur Ösophagusplastik.
Herr LEXER: Erfolg einer Mammaplastik bei Mammahypertrophie.
Herr HESSE: Prothese wegen Oberkieferresektion.
Herr GIESE: a) Zur Differentialdiagnose zwischen Tod durch Erhängen und Erdrosseln.
b) Klinisch latente Gentaritis nach stumpfer Bauchverletzung.
Herr GUMPREHT: Säuglingssterblichkeit im Großherzogtum S.-Weimar.
Herr BERGER: Messung der Reflexzeit.
Herr AHRENS: Über einen Fall von Hirnabszeß.

2. Sitzung am 30. Januar.

Herr BENNECKE: a) Streptomycosis ovalis febritis.
b) Zur Beurteilung von Unfallsfolgen:
α) Fingerverletzung;
β) Chronische Ostromyelitis.
c) Symptomatischer Scharlach bei Typhus.

Herr Jancke: Künstlicher Pneumothorax:
a) bei Bronchiektasie;
b) bei Lungentuberkulose.

Herr Lexer: a) Schußverletzung durch Browningpistole.
b) Schußverletzung durch den Hals.
c) Fall von Ureterstein.
d) Fall mit vollständiger Zungenexstirpation.
e) Totalexstirpation der Zunge wegen Karzinom nach Leukoplascie.
f) Wiedervorstellung des Patienten mit der Harnröhre durch den Appendix.

Herr Henkel: a) Fall von Blasenstein.
b) Ischias durch Uteruskarzinom.
c) Ascites durch Myom.
d) Blenoid des Ovariums.
e) Uterus duplex im Röntgenbild.
f) Röntgenologische Beckenmessung.

Herr Maurer: Schilddrüse, Thymus und ihre Nebendrüsen bei Menschen und Tieren.

3. Sitzung am 13. Februar.

Herr Berger: a) Zwei Fälle von familiärer amaurotischer Idiotie (familiäre Form).
b) Traumatische Läsion des Kleinhirns.

Herr Hegner: Embolie der A. centralis retinae.
Herr Ahrens: Über Endoskopie.
Herr Klanhammer: Ein Fall von puerperaler Sepsis.
Herr Erggelet: Ein Fall von metastatischer Ophthalmie.

4. Sitzung am 27. Februar.

Herr Boehm: a) 4. Klappe an der Pulmonalis.
b) Abnorme Klappe der Bauchaorta.

Derselbe: Über Dünndarmkarzinoide.

Herr Pfreimbolter: Über sogenannte angeborene Wassersucht.

Herr Schüssler: a) Über die Beziehungen der Lymphogranulomatose zur Tuberkulose.
b) Über Selbstteilungsvorgänge in Krebsen.

Herr Rössle: Über die Hypophyse nach Kastration.

5. Sitzung am 29. Mai.

Herr Hegner: Über Dialysierverfahren in der Augenheilkunde.
Herr Wittmaak: Über normale Pneumatisation und deren Störung in bezug auf Entstehung der Mittelohrentzündung.

6. Sitzung am 12. Juni.

Herr Hesse: Über Malokklusionen und Behandlung der Prognathie.
Herr Stock: a) Über traumatische Lochbildungen in der Makula.
b) Über anatomische Befunde bei Elliotscher Trepanation.
c) Zur Tuberkulose des Auges.
Herr Lommel: Zur Diagnostik mediastinaler Erkrankungen.
Herr Bäumer: Über Bauchdeckenphlegmone und Abszesse mit Zuckerbehandlung.
Herr Lexer: a) Operation durch Obstipation.
b) Demonstration eines Nierentumors.

7. Sitzung am 26. Juni.

Herr Wrede: Immediatprothese mittels Drahtbügels bei halbseitiger Unterkieferresektion.
Herr Lexer: Ersatz einer Fingerphalanx.
Herr Rössle: Demonstrationen zur Pathologie des Urogenitaltraktus:
a) Fälle von Nierenverlagerungen.
b) Fälle von selteneren Hydronephrosen.
c) Fälle von septikopyämischen Allgemeininfektionen, ausgehend vom männlichen Genitaltraktus.
Herr Zange: Geheilte Meningitis.
Herr Berger: Ein Fall von Hirntumor.
Herr Ahrens: a) Abderhalden-Reaktion.
b) Gehirnpunktion.

8. Sitzung am 10. Juli.

Herr Binswanger: Embolie im Lendenmark.
Derselbe: Halbseitenerscheinungen bei Epilepsie.
Herr Berger: Über den Nachweis der Spirochäten des Paralytikergehirns im Tierexperiment.
Herr Ahrens: Tumor in der Gegend des Chiasma.
Herr Röper: Nach Palliativtrepanation regressiv gewordener basaler Hirntumor.
Herr Rohde: Über Gedächtnisausfälle bei Paralytikern.

9. Sitzung am 24. Juli.

Herr Lexer: a) Fettransplantation bei Synostose.
b) Sarkom der Ulna, behandelt mit Knochentransplantation.
Herr Rehn: Über Sehnenplastik.
Herr Kurzrock: Ein Fall von Stirnhirntumor.
Herr Spiethoff: Über den Stand der Luestherapie.

10. Sitzung am 13. September.

Herr WREDE: Tumordemonstrationen.
Herr BUSSE: Operierte Blasensteine.
Herr RÖSSLE: Demonstrationen zur Pathologie des Urogenitaltraktus (II. Teil):

a) Septikopyämische Allgemeininfektion, ausgehend von totaler Vereiterung der Prostata nach Trauma.
b) Septikopyämische Allgemeininfektion (Staphylokokken), ausgehend von chronischer rechtsseitiger Spermatozystitis.
c) Gonokokkenallgemeininfektion.
d) Chronische Apoplexien des Nierenlagers.
e) Varix des Nierenhilus.
f) Akute Varikozele durch Unterbindung der unteren Hohlvene.
g) Hochgradige kongenitale Hypoplasie beider Hoden bei Hydrocele communicans.
h) Verwachsung beider Ovarien.
i) Ausheilende Tubentuberkulose.
k) Karzinom des Ovariums.
l) Uterus bicornis unicollis mit mächtiger Hypertrophie des einheitlichen Zervixteiles.
m) Uterus bicornis ohne Gangsystem im Rudiment des einen Hodens.

Herr HENKEL: Demonstrationen:

a) Präparate von kompleter Uterusruptur.
b) Uterusruptur nach voraufgegangener Wendung und Zangenversuchen.
c) Tuberkulöse Pyosalpinx.
d) Totalexstirpation wegen tuberkulöser Endometritis und Salpingitis.
e) Partielle Aussackung der hinteren Uteruswand.

Herr FRIEDEL: Gynäkologische Untersuchungen und Operationen bei Psychosen (I. Teil).

Herr BUSSE: Gynäkologische Untersuchungen und Operationen bei Psychosen (II. Teil).

11. Sitzung am 27. November.

Herr GRAF: Ein Fall von Pseudohermaphroditismus.
Herr LEXER: a) Malleolenbrüche.
b) Zur Operation der angeborenen Hüftgelenkverrenkung.

Herr REHN: Das kutane und subkutane Bindegewebe als plastisches Material.

Herr KEYSSER: Zur Geschwulstbehandlung (Chemotherapie, Autolysatbehandlung und Mesothoriumbehandlung).

II. Bibliothekarischer Bericht.

In den Tauschverkehr der Gesellschaft sind neu eingetreten:

1. The Australian Museum, Sydney;
2. Società Lombarda di Scienze med. e biologiche, Milano.

Verzeichnis der im Jahre 1913 im Schriftenaustausch eingegangenen Veröffentlichungen:

	Ort:	Name der Gesellschaft oder Redaktion	Schriften:
		Deutsches Reich.	
1)	Berlin	Deutsche Chemische Gesellschaft	Zentralblatt.
2)	„	Gesellschaft naturforsch. Freunde	Sitzungsberichte.
		„ „ „	Archiv für Biontologie.
3)	Bonn	Naturhistor. Verein für preuß. Rheinlande und Westfalen	Verhandlungen.
4)	„	„ „ „	Sitzungsberichte.
5)	Danzig	Naturforschende Gesellschaft	Schriften.
6)	Erlangen	Physikalisch-medizinische Sozietät	Sitzungsberichte.
7)	Frankfurt a. M.	Senckenberg. naturf. Gesellschaft	Abhandlungen.
8)	„	„ „ „	Berichte.
9)	Freiburg i. B.	Naturforschende Gesellschaft	Berichte.
10)	Halle	Kaiserl. Leopold.-Carol. Akademie der Naturforscher	Nova acta.
11)	„	Naturforschende Gesellschaft	Abhandlungen.
12)	„	Thüringisch-Sächsischer Naturwissenschaftlicher Verein	Zeitschrift f. Naturwissenschaften.
13)	Hamburg	Naturwissenschaftlicher Verein	Abhandlungen.
14)	„	„ „	Verhandlungen.
15)	Helgoland	Biologische Anstalt	Wissensch. Meeresuntersuchungen.
16)	Jena	Redaktion	Zoolog. Jahrbücher.
17)	Kiel	Wiss. Kommission zur Untersuch. der deutschen Meere	Wissensch. Meeresuntersuchungen.
18)	Leipzig	Redaktion	Morphol. Jahrbuch.
19)	München	K. B. Akademie d. Wissensch., Math.-physik. Klasse	Abhandlungen.
20)	„	„ „	Sitzungsberichte.
21)	„	„ „	Festreden.
22)	Würzburg	Physikalisch-mediz. Gesellschaft	Sitzungsberichte.
23)	„	„ „	Verhandlungen.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
		Österreich-Ungarn.	
24)	Hermannstadt	Siebenbürgischer Verein für Naturwissenschaften	Verhandlungen u. Mitteilungen.
25)	Prag	K. Böhmische Gesellschaft der Wissenschaften	Sitzungsberichte.
26)	„	„ „	Jahresberichte.
27)	Wien	Kais. Akad. der Wissenschaften, Math.-naturw. Klasse	Denkschriften.
28)	„	„ „	Sitzungsberichte.
29)	„	„ „	Anzeiger.
30)	„	„ „	Mitteilungen der Erdbeben-Kommission.
31)	„	K. K. Geologische Reichsanstalt	Jahrbuch.
32)	„	„ „	Verhandlungen.
33)	„	„ „	Abhandlungen.
34)	„	K. K. Zoolog.-botan. Gesellschaft	Verhandlungen.
		Schweiz.	
35)	Bern	Schweizer. Naturf. Gesellschaft	Denkschriften.
36)	„	„ „ „	Verhandlungen.
37)	„	„ „ „	Compte Rendu.
38)	„	Naturforschende Gesellschaft	Mitteilungen.
39)	Genf	Institut National Genevois	Bulletin.
40)	„	„ „ „	Mémoires.
41)	„	Société de Physique et d'Histoire naturelle	Mémoires.
		Italien.	
42)	Bologna	Accademia delle Scienze dell'Istituto di Bologna	Memorie.
43)	„	„ „	Rendiconti.
44)	Florenz	Società Botanica Italiana	Nuovo Giornale.
45)	„	„ „ „	Bullettino.
46)	„	Società Entomologica Italiana	Bullettino.
47)	Mailand	Società Italiana di Scienze Naturali	Atti.
48)	„	„ „ „ „	Memorie.
49)	„	Società Lombarda di Scienze mediche e biologiche	Atti
50)	Neapel	R. Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche	Atti.
51)	„	„ „	Rendiconti.
52)	„	Zoologische Station	Mitteilungen.
53)	Pisa	Società Toscana di Scienze Naturali	Atti.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
54) Portici	Laboratorio di zoologia generale e agraria	Bulletino.
55) Rom	Laboratorio di Anatomia normale	Ricerche.
56) Turin	Redaktion	Archivio per le Scienze Mediche.
57) „	R. Accademia delle Scienze	Memorie.
58) „	„ „	Atti.
59) „	„ „	Osservazioni meteorologiche.
	Monaco.	
60) Monaco	Musée océanographique	Bulletin.
	Frankreich.	
61) Caen	Société Linnéenne de Normandie	Bulletin.
62) „	„ „ „	Mémoires.
63) Marseille	Musée d'Histoire natur. (Zoologie)	Annales.
64) „	Faculté des Sciences	Annales.
65) Paris	Musée d'Histoire naturelle	NouvellesArchives.
66) „	„ „ „	Bulletin.
67) „	Redaktion	L'Année Biologique.
68) „	Société de Biologie	Comptes Rendus.
69) „	Société zoologique de France	Mémoires.
70) „	„ „ „	Bulletin.
71) „	Redaktion	Archives de Zoologie expérimentale.
72) Rennes	Faculté des Sciences	Travaux scientifiques de l'Université de Rennes.
	Belgien.	
73) Brüssel	Académie R. des Sciences, des Lettres et des Beaux Arts, Classe des sciences	Bulletin.
74) „	„ „	Mémoires.
75) „	„ „	Mém. couronnés (8 °).
76) „	„ „	Mém. cour. (4 °).
77) „	„ „	Annuaire.
78) „	Société entomologique	Annales.
79) Löwen	Redaktion	La Cellule.
80) Lüttich	„	Archives de Biologie.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
		Holland.	
81)	Amsterdam	K. Akademie van Wetenschapen, Wis- en natuurkundige Afdeel.	Verhandelingen.
82)	"	" "	Verslagen.
83)	"	" "	Jaarboek.
84)	Leiden	Nederlandsche Dierkundige Vereeniging	Tijdschrift.
85)	"	" "	Aanwinsten v. de Bibliothek.
		Großbritannien.	
86)	Cambridge	Philosophical Society	Transactions.
87)	"	" "	Proceedings.
88)	Edinburgh	Royal Society	Transactions.
89)	"	" "	Proceedings.
90)	"	R. Physical Society	Proceedings.
91)	London	Linnean Society	Transactions.
92)	"	" "	Journal.
93)	"	" "	Proceedings.
94)	"	R. Microscopical Society	Journal.
95)	"	Royal Society	Philosoph. Transactions.
96)	"	" "	Proceedings.
97)	"	" "	Year Book.
98)	"	Zoölogial Society	Transactions.
99)	"	" "	Proceedings.
100)	"	Redaktion	Annals and Magazine of Natural History.
101)	Oxford	"	Quarterly Journal of Microscopical Science.
		Dänemark.	
102)	Kopenhagen	K. Danske Videnskab. Selskab	Skrifter.
103)	"	" " "	Oversigt.
		Norwegen.	
104)	Christiania	Norske Medicinske Selskab	Forhandlinger.
105)	"	" " "	Norsk. Magazin.
		Schweden.	
106)	Stockholm	Redaktion	Nordiskt Medicinskt Arkiv.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
107)	Stockholm	Svenska Läkare-Sällskap	Hygiea.
108)	„	„ „ „	Förhandlingar.
109)	„	K. Svenska Vetenskaps-Akademie	Handlingar.
110)	„	„ „	Lefnadsteckningar.
111)	„	„ „	Arkiv för Botanik.
112)	„	„ „	„ „ Kemi.
113)	„	„ „	„ „ Mathematik.
114)	„	„ „	„ „ Zoologi.
115)	„	Nobelinstitut	Meddelanden.
116)	Upsala	Kongl. Vetensk. Societet	Nova Acta.
117)	„	„ „ „	Läkare-Förenings Förhandlingar.

Rußland.

118)	Helsingfors	Finska Vetenskaps-Societet	Acta.
119)	„	„ „ „	Ofversigt.
120)	„	„ „ „	Bidrag till Kännedom of Finnlands Natur och Folk.
121)	„	„ „ „	Observations météorolog.
122)	„	„ „ „	Meteorologisches Jahrbuch für Finnland.
123)	Moskau	Société Impériale des Naturalistes	Bulletin.
124)	„	„ „ „ „	Nouveaux Mémoires.
125)	St.Petersburg	Comité géologique	Mémoires.
126)	„	„ „	Bulletin.
127)	„	Académie Impér. des Sciences	Bulletin.
128)	„	Institut Impér. de Médecine expérimentale	Archives des Sciences biologiques.

Nordamerika.

I. Canada.

129)	Montreal	Royal Society of Canada	Proceedings and Transactions.
130)	Ottawa	Geolog. and Nat. History Survey of Canada	Reports.
131)	„	„ „ „ „	Bulletin Victoria Mem. Mus.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:

II. Vereinigte Staaten.

132)	Baltimore	Johns Hopkins University	Circulars.
133)	„	„ „ „ Biological Laboratory	Memoirs.
134)	Boston	Society of Natural History	Memoirs.
135)	„	„ „ „ „	Proceedings.
136)	„	„ „ „ „	Occasional Papers.
137)	Cambridge	Mus. of Comparative Zoölogy	Memoirs.
138)	„	„ „ „ „	Annual Report.
139)	„	„ „ „ „	Bulletins.
140)	„	Redaktion	The American Naturalist.
141)	Decatur (Ill.)	American Microscopical Society	Transactions.
142)	St. Louis	Missouri Botanical Garden	Annual Report.
143)	New Haven	Connecticut Academy of Arts and Sciences	Transactions.
144)	„	Redaktion	The Americ. Journal of Science.
145)	„	„	Journal of experimental Zoology.
146)	Philadelphia	Academy of Natural Sciences	Proceedings.
147)	Washington	U. S. National Museum	Bulletins.
148)	„	„ „ „	Special Bulletins.
149)	„	„ „ „	Proceedings.
150)	„	Smithsonian Institution	Report.
151)	„	U. S. Geological Survey	Bulletins.
152)	„	„ „ „	Annual Reports.
153)	„	„ „ „	Monographs.
154)	„	„ „ „	Mineral Resources.
155)	„	„ „ „	Professional Paper.
156)	„	Carnegie Institution	Publications.

Südamerika.

I. Chile.

157)	Santiago	Société scientifique du Chili	Actes.

II. Argentinien.

158)	Córdoba	Academia Nacional de Ciencias	Boletin.

III. Brasilien.

159)	S. Paulo	Museu Paulista	Revista.
160)	„	„ „	Notas preliminares.
161)	RiodeJaneiro	Museu Nacional	Archivos.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
		Australien.	
162)	Melbourne	Royal Society of Victoria	Proceedings.
163)	„	„ „ „ „	Transactions.
164)	Sydney	The Australian Museum	Records.
165)	„	Royal Society of New South Wales	Journal and Proceedings.
166)	„	Linnean Soc. „ „ „ „	Proceedings.
167)	„	Australasian Association	Report.

Von den Schriften der Gesellschaft erschienen im Jahre 1913:

1) Jenaische Zeitschrift, Bd. XLIX, Heft 2—4.
Bd. L, Heft 1—4.

2) Denkschriften: Bd. IV, Lieferung 7 (SEMON, Forschungsreisen, Bd. I, Lieferung 7);
Bd. XVIII, Lieferung 2 (SCHULTZE, Forschungsreisen, Bd. V, Lieferung 2).

III. Kassenbericht,

erstattet vom II. Vorsitzenden L. WOLFF.

Einnahmen:

Mitgliederbeiträge und Eintrittsgelder .	733 M.	— Pfg.
Abonnenten der Jenaischen Zeitschrift	48 „	— „
Jährlicher Beitrag der G. H. Regierungen	1800 „	— „
	2581 M.	— Pfg.

Ausgaben:

Verwaltungskosten	285 M.	49 Pfg.
Druckkosten und Versand der Jenaischen Zeitschrift und der Denkschriften .	2208 „	65 „
	2494 M.	14 Pfg.

Vermögensbestand am 31. Dezember 1913.

Bar in der Kasse	28 M.	19 Pfg.
Bei Bankhaus Koch	206 „	40 „
Auf der Sparkasse	831 „	99 „
Zinsen 1913	55 „	84 „
	1122 M.	42 Pfg.

Die Abrechnung wurde am 16. Dezember 1913 von Herrn THOMAE geprüft und richtig befunden.

IV. Vorstand, Tauschkommission, Mitglieder.

Den Vorstand der Gesellschaft bildeten im Jahre 1913:

JOHANNES MEISENHEIMER, I. Vorsitzender,
LUDWIG WOLLF, II. Vorsitzender und Kassenwart,
FRIEDRICH MAURER, Herausgeber der Zeitschrift,
KARL BRANDIS, Bibliothekar.

Die Tauschkommission bestand aus dem Vorstsnd und den Herren WILHELM DETTMER, GUSTAV FISCHER, ERNST STAHL.

Die Wahl des I. Vorsitzenden für 1914 fiel auf

Herrn ALFRED NOLL.

Die anderen Mitglieder des Vorstandes wurden durch Zuruf wiedergewählt.

Mitgliederverzeichnis für 1913.

Frühere Ehrenmitglieder waren:	Jahr der Ernennung
KARL SCHIMPER († 1867)	1855
DIETRICH GEORG KIESER († 1862)	1857
RADLKOFER †	1858
LOUIS SORET († 1890)	1864
ALBERT VON BEZOLD († 1868)	1866
THOMAS HUXLEY († 1895)	1867
CARL GEGENBAUR († 1903)	1873
MATTHIAS JAKOB SCHLEIDEN († 1881)	1878
OSKAR SCHMIDT († 1886)	1878
CHARLES DARWIN († 1882)	1878
FRANZ VON RIED (1895)	1892
OTTOMAR DOMRICH († 1907)	1892
GUSTAV FISCHER († 1910)	1902

I. Ehrenmitglieder.	Jahr der Ernennung
1) Prof. Dr. ERNST HAECKEL, Wirkl. Geheimrat, Exz., Jena	1894
2) Prof. Dr. BERNHARD SIGISMUND SCHULTZE, Wirkl. Geheimrat, Exz., Jena	1897

II. Ordentliche Mitglieder im Jahre 1912.		Jahr der Aufnahme
1) Prof. Dr. HERMANN AMBRONN	Jena	1899
2) Prof. Dr. GÜNTHER ANTON	„	1902
3) Prof. Dr. FELIX AUERBACH, Hofrat	„	1889
4) Prof. Dr. KARL BAEDEKER	„	1907

		Jahr der Aufnahme
5)	Prof. Dr. Karl von Bardeleben, Hofrat	Jena 1873
6)	Dr. ing. Walter Bauersfeld	„ 1911
7)	Dr. Hermann Bennecke, Privatdozent	„ 1910
8)	Prof. Dr. Hans Berger	„ 1898
9)	Prof. Dr. Wilhelm Biedermann, Geh. Hofrat	„ 1888
10)	Dr. med. G. Binder, prakt. Arzt	„ 1900
11)	Prof. Dr. Otto Binswanger, Geh. Rat	„ 1882
12)	Dr. med. Fritz Bockelmann, Geh. Sanitätsrat, Rudolstadt	„ 1875
13)	Assistent Dr. Böhme	„ 1912
14)	Dan. Böttner, Forstmeister	„ 1910
15)	Dr. K. Brandis, Bibliotheksdirektor	„ 1904
16)	K. Brauckmann, Institutsdirektor	„ 1900
17)	Prof. Dr. med. et phil. Wilh. Brünings	„ 1910
18)	Prof. Dr. Wilh. Busse	„ 1910
19)	Prof. Dr. Berthold Delbrück	„ 1885
20)	Prof. Dr. Wilh. Detmer, Hofrat	„ 1875
21)	Prof. Dr. Hugo Dinger	„ 1905
22)	Dr. med. Heinr. Dirksen, Marine-Generalarzt a. D.	„ 1910
23)	Prof. Dr. Wilh. Edler, Geh. Hofrat	„ 1901
24)	Dr. Eger	„ 1913
25)	Prof. Dr. Heinrich von Eggeling, Prosektor	„ 1902
26)	Dr. med. Gustav Eichhorn, prakt. Arzt	„ 1891
27)	Prof. Dr. Hermann Engelhardt, Med.-Rat	„ 1888
28)	Dr. phil. Otto Eppenstein	„ 1906
29)	Dr. v. Fiebig, Rittmeister a. D.	„ 1910
30)	Dr. Gustav Fischer, Verlagsbuchhändler	„ 1907
31)	Prof. Dr. Gotthold Frege, Hofrat	„ 1874
32)	Oberarzt Dr. Friedel, Roda	„ 1911
33)	Prof. Dr. Aug. Gärtner, Geh. Hofrat	„ 1886
34)	Prof. Dr. Ernst Giese	„ 1893
35)	Prof. Dr. Georg Götz, Geh. Hofrat	„ 1889
36)	Dr. med. Karl Graf, prakt. Arzt	„ 1898
37)	Prof. Dr. Julius Grober	„ 1912
38)	Grossmann, Dipl.-Ingenieur	„ 1911
39)	Zahnarzt Martin Hahn	„ 1911
40)	Prof. Dr. Wilh. Halbfass	„ 1911
41)	Privatdozent Dr. Hase	„ 1911
42)	Prof. Dr. Max Henkel	„ 1910
43)	Dr. phil. M. Herschkowitsch	„ 1901
44)	Prof. Dr. Gustav Hesse	„ 1907
45)	Dr. phil. Otto Hildebrandt	„ 1906
46)	Prof. Dr. H. Hobstetter	„ 1912
47)	Prof. Dr. Heinrich Immendorff, Hofrat	„ 1901
48)	Prof. Dr. Heinrich Kionka	„ 1901
49)	Prof. Dr. Otto Knopf, Hofrat	„ 1889
50)	Prof. Dr. Ludwig Knorr, Geh. Hofrat	„ 1889

	Jahr der Aufnahme
51) Dr. phil. August Köhler	Jena 1900
52) Prof. Dr. Kare Kolesch	„ 1891
53) Dr. phil. Hans Lehmann	„ 1907
54) Dr. Arthur Leitner, prakt. Arzt	„ 1910
55) Prof. Dr. Albert Leitzmann	„ 1901
56) Prof. Erich Lexer, Geh. Med.-Rat	„ 1910
57) Prof. Dr. Gottlob Linck, Geh. Hofrat	„ 1894
58) Dr. phil. Paul Linke, Privatdozent	„ 1910
59) Dr. phil. Fritz Löwe	„ 1912
60) Prof. Dr. Felix Lommel	„ 1902
61) Dr. phil. R. Marburg	„ 1902
62) Prof. Dr. phil. Robert Marc	„ 1906
63) Prof. Dr. Hermann Matthes	„ 1900
64) Prof. Dr. Friedrich Maurer, Geh. Hofrat	„ 1901
65) Prof. Dr. med. et phil. Theod. Meyer-Steineg	„ 1907
66) Prof. Dr. Johannes Meisenheimer	„ 1910
67) Dr. Max Müller, prakt. Arzt	„ 1909
68) Prof. Dr. Johannes Niedner, Geh. Justizrat	„ 1905
69) Dr. phil. Hermann Nohl, Privatdozent	„ 1910
70) Prof. Dr. Alfred Noll	„ 1901
71) Privatdozent Dr. Eduard Pauli	„ 1911
72) B. H. Peters, Fabrikdirektor	„ 1909
73) Prof. Dr. Ernst Pfeiffer, Oberrealschuldirektor	„ 1887
74) Prof. Ernst Piltz	„ 1893
75) Prof. Dr. Ludwig Plate	„ 1909
76) Dr. phil. Carl Pulfrich	„ 1891
77) Prof. Dr. Raehlmann, Kais. Russ. Staatsrat, Weimar	„ 1905
78) Dr. Eduard Rehn, Privatdozent	„ 1910
79) Dr. med. Viktor Reichmann, Privatdozent	„ 1912
80) Prof. Dr. Bernhard Riedel, Geh. Med.-Rat	„ 1889
81) Dr. Albert Ritzel, Privatdozent	„ 1909
82) Prof. Dr. Robert Rössle	„ 1912
83) Dr. Ernst Rössler, prakt. Arzt	„ 1909
84) Prof. Dr. Eduard Rosenthal, Geh. Justizrat	„ 1897
85) Dr. Julius Schaxel, Privatdozent	„ 1912
86) Dr. Wilhelm Schneider, Privatdozent	„ 1909
87) Schneider, Dipl.-Ingenieur	„ 1912
88) Dr. phil. Otto Schott, Fabrikleiter	„ 1882
89) Dr. phil. Richard Schröder	„ 1904
90) Paul Schultze, Rat	„ 1879
91) Prof. Dr. Friedrich Schulz	„ 1898
92) Dr. med. Lukas Siebert	„ 1881
93) Dr. phil. Henry Siedentopf	„ 1900
94) Dr. Sommer, Stabsarzt	„ 1913
95) Prof. Dr. Bodo Spiethoff	„ 1910
96) Prof. Dr. Ernst Stahl	„ 1881
97) Prof. Dr. Roderich Stintzing, Geh. Med.-Rat	„ 1890

		Jahr der Aufnahme
98)	Prof. Dr. Wolfgang Stock	Jena 1910
99)	Prof. Dr. Rudolf Straubel	„ 1894
100)	Prof. Dr. Wilh. Strohmayer	„ 1902
101)	Dr. Hans Stübel, Privatdozent	„ 1910
102)	Dr. phil. Clemens Thaer, Privatdozent	„ 1910
103)	Dr. med. Joh. Thiemann, Privatdozent	„ 1910
104)	Prof. Dr. Johannes Thomae, Geh. Rat	„ 1879
105)	Prof. Dr. Carl Vollmer	„ 1912
106)	Prof. Dr. Eduard Vongerichten, Hofrat	„ 1902
107)	Fräulein Dr. Wagner, prakt. Arzt	„ 1913
108)	Dr. phil. Wandersleb	„ 1906
109)	Dr. med. Warda, Nervenarzt, Blankenburg	„ 1904
110)	Dr. med. Max Weinert, prakt. Arzt	„ 1897
111)	Dr. med. Max Wiedemann, Geh. Med.-Rat	„ 1910
112)	Prof. Dr. Max Wien, Geh. Hofrat	„ 1911
113)	Ingenieur Heinrich Wild	„ 1911
114)	Prof. Dr. Otto Wilkens	„ 1910
115)	Prof. Dr. M. Winkelmann	„ 1912
116)	Prof. Dr. Carl Wittmaak	„ 1910
117)	Prof. Dr. Ludwig Wolff	„ 1892
118)	Prof. Dr. L. Wrede	„ 1910
119)	Prof. Dr. G. von Zahn	„ 1912

Neu aufgenommen als Mitglieder wurden:

1) Fräulein Dr. Wagner
2) Herr Dr. Eger
3) Herr Dr. E. Hirsch.
4) Herr Prof. Dr. W. von Seidlitz.

Durch den Tod verlor die Gesellschaft im Jahre 1913:

1) Privatdozent Dr. med. Bennecke.
2) Med.-Rat Dr. L. Siebert.
3) Geh. Med.-Rat Dr. Wiedemann.

Durch Wegzug:

1) Privatdozent Dr. Cl. Thaer.
2) Prof. O. Wilckens.

Durch Austritt:

1) Prof. W. Halbfass.

Buchdruckerei Ant. Kämpfe, Jena

Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie.

Herausgegeben von

Dr. J. W. Spengel,

Professor der Zoologie in Gießen.

Unter dem Titel „Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie" ist hier eine periodische Publikation ins Leben gerufen, deren Aufgabe darin besteht, aus der Feder bewährter Fachmänner Berichte zu liefern, die in zusammenhängender Darstellung ihren jeweiligen Gegenstand behandeln und von ihm eine dem gegenwärtigen Stande der Forschung entsprechende Schilderung geben, die das Neue und für den Fortschritt der Erkenntnis Bedeutsame hervortreten läßt und auch den Nicht-Spezialisten, sowie den Freunden der Zoologie zugänglich macht. Hierbei soll keine Richtung der Forschung vor der anderen bevorzugt werden, sondern es wird für die Gesamtheit der Berichte angestrebt, möglichst allen ihren Seiten gerecht zu werden.

Die Aufsätze sollen in keiner Weise den Charakter der üblichen Jahresberichte mit Wiedergabe des Inhalts der einzelnen Abhandlungen des verflossenen Jahres tragen, vielmehr über die Entwicklung und den Fortschritt der Zoologie in größeren, je nach Umständen verschieden zu bemessenden Zeiträumen Rechenschaft geben, wobei der Verfasser nicht als nüchterner Referent, sondern als selbst urteilender Darsteller seinen Stoff behandeln wird, erforderlichenfalls unterstützt durch Abbildungen in Gestalt von Textfiguren.

Die „Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie" erscheinen in zwanglosen Heften, die zu Bänden im Gesamtumfang von etwa 40 Druckbogen vereinigt werden. Der Preis jedes Bandes ist 20 Mark.

Bisher erschien:

Erster Band.

(3 Hefte.) Mit 121 Abbildungen im Text. (IV, 596 S. gr. 8°.) 1907—1909.

Preis: 20 Mark.

Inhalt:

Fortsetzung auf Seite 4 des Umschlags.

Fortsetzung von Seite 3 des Umschlags.

Zweiter Band.

(4 Hefte.) Mit 251 Abbildungen im Text. (IV, 585 S. gr. 8°.) 1909—1910.

Preis: 20 Mark.

Inhalt:

Heft 1 (S. 1—170). 1909. **The Central Nervous System of Vertebrates.** Von J. B. Johnston, Minneapolis (U.S.A.) Mit 103 Abbildungen im Text.

Heft 2 (S. 171—366). 1909. **Sponge-Spicules. A summary of present knowledge.** Von E. A. Minchin, London. Mit 26 Abbildungen im Text. — **Die Excretionsorgane der wirbellosen Tiere. I: Protonephridien und typische Segmentalorgane.** Von Joh. Meisenheimer, Marburg. Mit 37 Abbildungen im Text.

Heft 3 (S. 367—516). 1910. **Die Amphineuren. II: Die Chitonen. III: Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Solenogastren und Chitonen.** Von H. F. Nierstraß, Utrecht. Mit 32 Abbildungen im Text. — **Die Physiologie des Facettenauges.** Von Reinhard Demoll, Gießen. Mit 22 Abbildungen im Text.

Heft 4 (S. 517—585). 1910. **Die akzessorischen Atmungsorgane der Knochenfische.** Von Max Rauther, Jena. Mit 34 Abbildungen im Text.

Dritter Band.

(5 Hefte.) Mit 156 Abbildungen im Text. (IV, 593 S. gr. 8°.) 1911—1913.

Preis: 20 Mark.

Inhalt:

Heft 1 (S. 1—72). 1911. **Methods of Reproduction in the Syllids.** Von F. A. Potts, Cambridge. Mit 26 Abbildungen im Text.

Heft 2 (S. 73—164). 1911. **Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. I: Über Torsion und Asymmetrie der Gastropoden.** Von Adolf Naef, Neapel. Mit 20 Abbildungen im Text.

Heft 3 (S. 165—328). 1912. **Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich.** Von W. Schleip, Freiburg i. Br. Mit 22 Abbildungen im Text.

Heft 4 (S. 329—534). 1913. **Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. II: Das Cölomsystem in seinen topographischen Beziehungen.** Von Adolf Naef, Neapel. Mit 28 Abbildungen im Text. — **Die Appendicularien.** Von J. E. W. Ihle, Utrecht. Mit 28 Abbildungen im Text.

Heft 5 (S. 535—593). 1913. **Die parasitischen Gastropoden.** Von H. F. Nierstraß, Utrecht. Mit 32 Abbildungen im Text.

Vierter Band.

(4 Hefte.) Mit 279 Abbildungen im Text. (IV, 642 S. gr. 8°.) 1913—1914.

Preis: 20 Mark.

Inhalt:

Heft 1/2 (S. 1—338). 1913. **Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen. I: Die Hydroiden.** Von Alfr. Kühn, Freiburg i. Br. Mit 97 Abbildungen im Text. — **Die biochemischen Grundlagen der Evolution.** Von Alex. Schepotieff, St. Petersburg.

Heft 3/4 (S. 339—642). 1914. **Die Actinien.** Von Ferdinand Pax, Breslau. Mit 182 Abbildungen im Text.

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT ZU JENA

ZWEIUNDFÜNFZIGSTER BAND

NEUE FOLGE, FÜNFUNDVIERZIGSTER BAND

DRITTES HEFT

MIT 24 FIGUREN IM TEXT UND 7 TAFELN

Inhalt:

PREIS: 20 MARK





JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1914

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.
Ausgegeben am 27. Juni 1914.



REPRODUCTIONEN
FÜR WISSENSCHAFT u. KUNST
Nur erstklassige Ausführung in allen Verfahren.
Spezialität für Beilagen und Werke in
Lichtdruck.
Duplexdruck.
Heliogravüre.
Echt Kupferdruck.
J. B. OBERNETTER IN MÜNCHEN
SCHILLER-STRASSE 20.

Über die Gehirne der Küchenschabe und des Mehlkäfers.

Von

F. Bretschneider (Stuttgart.)

Mit Tafel IV—VI und 19 Figuren im Text.

Einleitung.

Bei denjenigen Insekten, welche eine vollkommene Metamorphose haben, weicht die Lebensweise der Larve von der der Imago so weit ab, daß die Larve auch im Bau des Gehirns von dem ausgebildeten Insekt deutlich verschieden sein muß, um so mehr, da meistens auch die Sinnesorgane ganz ungleich sind. Von diesem Gesichtspunkte ausgehend, gab mir Herr Professor Dr. H. E. Ziegler den Rat, das Gehirn eines holometabolen Insektes zu untersuchen und den Vergleich zwischen dem Gehirn der Larve und dem Gehirn der Imago durchzuführen.

Da über das Käfergehirn noch außerordentlich wenig bekannt ist, wählte ich einen Käfer, nämlich den in allen Entwicklungsstadien leicht zu beschaffenden Mehlkäfer (Tenebrio molitor L.). Um mich in das Studium der Insektengehirne einzuarbeiten, schnitt ich zuerst die schon mehrfach untersuchte Küchenschabe (Periplaneta oder Stylopyga orientalis). Es zeigte sich jedoch sehr bald, daß die früheren Bearbeitungen dieses Gehirns ganz unzulänglich waren. So kam es, daß ich dieses Gehirn eingehend untersuchte, wie es seine schöne und typische Ausbildung verdient. Das Gehirn der Küchenschabe bildet also den ersten Teil meiner Arbeit. Der zweite Teil über Tenebrio molitor konnte infolgedessen etwas kürzer gehalten werden. Die Vergleichung der beiden Gehirne führte mich zu allgemeineren Schlüssen in bezug auf die Funktion des Zentralkörpers und der pilzförmigen Körper.

Die Ergebnisse der älteren Untersuchungen an den Insektengehirnen sind mehrfach in Lehrbüchern zusammengefaßt worden

(BERLESE 1909, p. 569—589; BÜTSCHLI 1912, p. 497—511; Handbuch der Entomologie 1912, p. 89—110). Die neuere Richtung dieser Studien steht unter dem Gesichtspunkt, daß der Bau des Gehirns mit der Lebensweise des Tieres in Beziehung zu setzen ist. Mehrere Untersuchungen dieser Art sind unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. H. E. ZIEGLER unternommen worden (JONESCU 1909; PIETSCHKER 1910; BÖTTGER 1910; KÜHNLE 1913). Eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse findet man in der Naturwissenschaftlichen Wochenschrift 1912, Nr. 28 (H. E. ZIEGLER, Die Gehirne der Insekten).

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. E. ZIEGLER, möchte ich an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen für die Anregung zu diesem interessanten Thema und die vielen wertvollen Ratschläge im Verlauf der Untersuchung.

Material und Methode.

Die Küchenschabe, Periplaneta orientalis, hielt ich 5 Monate in einem Holzkasten und verwandte zur Fütterung Brot und Küchenabfälle. Die abgelegten Eierpakete wurden in einem besonderen Holzkasten bei 20—30° C und feuchter Luft aufbewahrt. Die ersten Larven schlüpften ca. $3^1/_2$ Monate nach der Eiablage aus. Diese wurden sofort nach dem Ausschlüpfen in noch weichem Zustande geschnitten. Von den größeren gefangenen Tieren bekam ich nur zweimal schön gehäutete Exemplare. Diese lieferten meine besten Schnittserien, weil die Köpfe sich ohne jegliche Präparation bequem schneiden ließen. Bei den übrigen wurde nach dem Einbetten unter dem binokularen Mikroskop das Chitin abpräpariert. Die Methode früherer Autoren, das Gehirn aus dem Kopfe herauszupräparieren und dann erst zu schneiden, ist eine sich schlecht lohnende Mühe, weil dabei so manche Beziehung verloren geht und die natürlichen Lageverhältnisse leicht verschoben werden. Um die äußere Form des Periplanetagehirnes zu bekommen, konstruierte ich nach einer Sagittalschnittserie von 350 Schnitten à 7,5 μ ein Modell. Die Schnitte wurden 68fach vergrößert und dementsprechend auf Karton von $^1/_2$ mm Dicke mit Hilfe des Projektionsapparates aufgezeichnet. Als Richtungsebene wurde die Schädeldecke mitgezeichnet. Nach den zusammengesetzten Kartonschnitten wurde ein Plastilinmodell gefertigt. Dieses ist in Textfig. 1 in Frontalansicht, in Textfig. 3 in Seitenansicht abgezeichnet. Diese Methode ist nicht nur bedeutend billiger, sondern auch in mancher Hinsicht genauer als die Wachsplattenmethode.

Der Mehlkäfer, Tenebrio molitor, wurde auf allbekannte Weise gehalten. Es wurden nur frisch gehäutete Exemplare geschnitten, und zwar in drei Stadien: frisch gehäutete Larve, eben aus der Larvenhaut geschlüpfte Puppe und frisch ausgeschlüpfter Käfer.

Vom Goldkäfer, Cetonia aurata, wurden Larven im Juni aus Ameisenhaufen ausgegraben. Diese wurden teils nach Abpräparieren des Chitins geschnitten, teils ließ ich sie sich verpuppen und bewahrte die Puppen in feuchter Erde im Zimmer auf. Mitte September schlüpften die Käfer aus, jedoch mit bereits hartem Chitin, so daß Präparation notwendig war.

Bei der Fixierung machte ich bald dieselben Erfahrungen wie H. v. ALTEN (1910), nämlich daß bloße Alkoholkonservierung die Umrisse und Lageverhältnisse der Teile gut erkennen, aber feinere Strukturverhältnisse verloren gehen läßt. Am geeignetsten erwies sich auch bei mir 10%ige Formollösung. In dieser verblieben die Köpfe 4—20 Stunden, je nach der Größe des Objektes und der Möglichkeit des Eindringens der Flüssigkeit. Gewöhnlich lieferten 6 Stunden das günstigste Resultat. Bei längerem als eintägigem Verweilen in Formol löst sich die Nervensubstanz in ein Netzwerk auf, in dem sich die zusammengehörigen Teile immer schwerer erkennen lassen. Von Formol ging ich durch Alkohol und Xylol zu Paraffin über, das vom Schmelzpunkt 52 und 58 gemischt benutzt wurde. Härtere Sorten ergeben Schwierigkeiten beim Schneiden und erreichen doch die Härte des Chitins nicht. Geschnitten habe ich gewöhnlich mit dem JUNGschen Mikrotom, selten mit dem ZIMMERMANNschen nach MINOT. Es wurden möglichst drei Schnittrichtungen innegehalten (auf das ganze Tier bezogen): horizontal (parallel dem Boden), frontal (senkrecht zur Längsachse und zum Boden), sagittal (parallel zur Längsachse und senkrecht zum Boden). Die Schnittdicke betrug 5, 7,5 oder 10 μ.

Als zweckmäßigste Färbung ergab sich bald das MALLORYsche Gemisch in Verbindung mit Eosin oder Säurefuchsin. Durch Zufall fand ich, daß eine kurze Zwischenfärbung mit DELAFIELDschen Hämatoxylin zur besseren Hervorhebung der Kerne des Ganglienzellenbelags sehr zweckmäßig ist. Ich kam dadurch zu folgender Reihe der Reagentien: Eosin 20—30 Minuten, Aqua dest., Hämatoxylin ca. 30 Sekunden, Wasser, Phosphormolybdansäure 1%ig 2—3 Minuten, Wasser, MALLORYsches Gemisch[1]) ca. 6 Sekunden, Wasser, Alkohol, Xylol. Mit dieser Färbung erhielt ich sehr schöne Bilder, besonders für den Faserverlauf[2]). Die farbigen Tafeln sollen diese Färbung wiedergeben. Außerdem wurden Eosin, Säurefuchsin und Ammoniumrubinpikrat je mit Hämatoxylin benutzt. Mit der APATHYschen Nachvergoldung erhielt ich ebenfalls eine recht brauchbare Faserfärbung.

Die bisherigen Arbeiten über das Blattidengehirn.

Die Geschichte der Erforschung des Orthopterengehirns wurde erst 1913 von KÜHNLE ausführlich dargestellt, so daß ich

1) Anilinblau 0,5 g, Orange G 2 g, Oxalsäure 2 g, Wasser 100.

2) Einzelne Neurone in ihrer ganzen Ausdehnung zu färben, gelingt allerdings bei den Insekten mit dieser Methode ebensowenig wie mit anderen Methoden.

hiervon absehen kann. Dagegen ist ein spezieller Rückblick auf die Untersuchungen des Blattidengehirns erforderlich.

Flögel (1878) hat zuerst eine genauere Beschreibung des Gehirns von Periplaneta auf Grund der neueren Schnittmethoden gegeben. Er geht sofort vom inneren Bau des Gehirns aus. Die auffallendsten Teile belegt er mit neuen Benennungen, von denen sich die Namen: Becher, Becherzellen und Zentralkörper dauernd durchgesetzt haben. Er beschreibt die einzelnen Teile, beginnend mit dem Zentralkörper. Der Zentralkörper liegt unpaar in der Mitte des Gehirns. Er besteht aus zwei dicken, flachen Schalen, deren konvexe Seite gegen die Becher gerichtet ist. Die konkave Seite wird durch eine Faserlage von den „Balken" (den medianen Endkolben der Stiele) getrennt. Der Zentralkörper gliedert sich in acht Abschnitte, die entsprechend der gekrümmten Form desselben radial angeordnet erscheinen. Hierdurch wurden frühere Autoren zu dem Namen „fächerförmiges Gebilde" geführt. Flögel hält dieses Aussehen für „bedingt durch dicke Nervenfasern, die in regelmäßigen Abständen von hinten und oben in den Zentralkörper eintreten, um dort zu verschwinden". Frei nach hinten vom Zentralkörper gelegene kleinere Massen von netzförmiger Substanz heißt Flögel Dorsalknolle und Basalknolle. Ihre Identifizierung ist mangels einer Abbildung nicht sicher möglich. Die median zusammenstoßenden Endkolben der Stiele nennt er, wie gesagt, Balken, ihre Trennungsfläche Balkennaht. Diese enthält weder Zellen noch Fasern. Nach außen hin verfolgt, biegt der Balken seitlich vom Zentralkörper in die Längsrichtung um und teilt sich hierauf dichotomisch in zwei Äste: Vorderhorn und Hinterast (vgl. meine Textfig. 2). Das Vorderhorn endigt blind an der Vorderfläche des Gehirns. Eine Verbindung mit den Bechern oder den umliegenden Ganglienzellen konnte er nicht nachweisen. Um eine richtige Vorstellung des „Vorderhorns", des rückläufigen Stiels anderer Autoren, zu geben, wäre die Wiedergabe eines Längsschnittes notwendig gewesen (vgl. meine Textfig 4). Der Hinterast und seine Verzweigung in die Becher sind durch den photographierten Frontalschnitt gut wiedergegeben. Der Name „Becher" für die pilzhutförmigen Gebilde ist bei Periplaneta ihrer Form entsprechend durchaus am Platze. Jederseits ist ein äußerer und ein innerer Becher vorhanden (vgl. meine Fig. F_2). Die Wandung der Becher besteht aus zweierlei Substanz. Die äußere Masse erscheint „netzförmig gestrickt", eine Struktur, die ich Glomerulenstruktur nennen will. Die Becher

sind angefüllt mit „zahllosen kleinen Zellen, Füllzellen“, von denen Fäserchen ausgehen, die sich zu Strängen sammeln und teils in die innere Wand der Becher, teils direkt in die Stiele eintreten, Diese Stellen nennt er Einströmungen. Die „Randzellen, welche die Ränder der Becher bekleiden“, senden ihre Fasern teils in die Einströmungen, teils an den Rändern der Becher herab (wohin?). Die übrige Fasermasse des Gehirns teilt er in bestimmte Regionen, ebenso den Ganglienzellenbelag. Von den zahlreichen Faserzügen hat er nur zwei besonders hervorstechende ungenau beschrieben, vermutlich den Riechstrang und den Ocellarnerven, Außerdem erwähnt er eine Kreuzung von Fasern vor dem Zentralkörper. Der Lobus opticus weist die drei von LEYDIG so benannten Kerne auf. Die Glomerulen des Olfactorius beschreibt er unter dem Namen Geruchskörper; ihre Struktur ist fein netzförmig; zwischen ihnen verlaufen feinste Nervenfasern. Der ganze Riechlappen ist von einer Rinde von Ganglienzellen umgeben. An der Hinterfläche des Gehirns erwähnt er zwei dem Ösophagus aufliegende Ganglien, offenbar die Darmganglien. Tiere von 7 bis 8 mm Länge sollen schon alle Teile des ausgewachsenen Tieres in verkleinertem Maßstabe besitzen. Der Mangel der FLÖGELschen Arbeit liegt vor allem darin, daß nur eine einzige Abbildung, ein allerdings gut gelungenes Photogramm, beigegeben ist. Das Tritocerebrum, das Unterschlundganglion, das Frontalganglion und deren Nerven läßt FLÖGEL ganz unberücksichtigt, ebenso die äußere Form und Lage des Gehirns. Über die reine Morphologie geht er nicht hinaus.

Zu gleicher Zeit mit FLÖGEL hat NEWTON (1879) über das Periplanetagehirn gearbeitet. Zuerst gibt er Übersichtsbilder über die Form und Lage des Gehirns nach herauspräparierten Gehirnen. Er entdeckt dabei den Ocellarnerven, der ganz richtig eingezeichnet ist. Den Ocellus selbst bezeichnet er als weißen Fleck (withe spot). Ebenso findet er den motorischen Nerv der Antenne und die Tritocerebralnerven. Das Unterschlundganglion mit seinen Nerven hat er von der Unterseite des Kopfes aus präpariert. Um die Benennungen international zu machen, latinisiert er teils die FLÖGELschen Namen, teils führt er neue lateinische ein. Die Namen pedunculus für den Pilzstiel und cauliculus für den rückläufigen Stiel sind auch von späteren Autoren benützt worden. Er beschreibt dann die einzelnen Schnitte einer reichlich dick geschnittenen Frontalserie mit fünf Zeichnungen und bestätigt im wesentlichen die Angaben FLÖGELS. Die Pilze sind durch drei

Rekonstruktionsbilder anschaulich, leider nicht vollständig, dargestellt. Beim Zentralkörper weicht er von FLÖGEL ab. Beide haben teilweise recht. Der Zentralkörper nimmt, wie NEWTON betont, von vorn nach hinten an Breite zu, jedoch läßt sich durchweg die von FLÖGEL angegebene Achtteilung auffinden.

G. BELLONCI (1881—83) sucht eine Parallele zwischen dem Lobus olfactorius der Arthropoden und dem der Wirbeltiere zu ziehen. Er erwähnt Faserzüge, die den Lobus opticus mit dem Lobus olfactorius verbinden, außerdem die Querkommissur der beiden Olfactorii. Das feine Netzwerk (fin reticule), das sich im Olfactorius in Form zahlreicher Ballen vorfindet, nennt er glomérule olfactif. Der Name Glomerulen wurde für alle Stellen, wo sich Endbäumchen in feinem Netzwerk auflösen, beibehalten. Mit dem Strang, der von der Innenseite der pilzförmigen Körper (du côté interne du chaque corps fongiforme) zu dem Olfactorius hinabsteigt, ist jedenfalls wieder der Riechstrang gemeint.

M. KÖSTLER (1883) gab in seiner Arbeit über das Eingeweidenervensystem von Periplaneta orientalis eine Abbildung des Oberschlundganglions von oben, die aber noch recht primitiv ist und die NEWTONsche bei weitem nicht erreicht. Näheres hierüber findet man bei HOFER.

B. HOFER (1887) geht in seiner Arbeit über die Speicheldrüsen und ihre Innervierung auf das sogenannte Eingeweidenervensystem ein. Er beschreibt das Frontalganglion, die beiden Darmganglien und die davon abgehenden Nerven. Seine Rekonstruktion des Kopfnervensystems in Seitenansicht stimmt mit der von NEWTON gegebenen überein.

B. HALLER veröffentlicht 1905 eine Arbeit über den „Bauplan des Tracheatensyncerebrums“ mit der ausgesprochenen Tendenz, die „Kontinuität im Nervensystem“ auch bei dieser Tiergruppe nachzuweisen. Es scheint, daß unter dieser Tendenz die exakte Morphologie manchmal Not gelitten hat. Nach einer allgemeinen und geschichtlichen Einleitung beschreibt er zuerst das Gehirn der Myriopoden, welches ich hier unberücksichtigt lassen kann. Dann geht er zu „Blatta orientalis“ über. Er gibt zwei Abbildungen des Schlundringes nach Präparation, von oben und von der Seite, die mit Unrecht von den NEWTONschen abweichen. Ich komme darauf später zurück. Die pilzförmigen Körper mit ihren Ganglienzellen nennt er Globuli, den medianen Teil zwischen ihnen Pars intercerebralis. In der Benennung der Gehirnteile

weicht HALLER von VIALLANES ab. Er bezeichnet das VIALLANESsche Tritocerebrum als erstes Subösophagealganglien und als Tritocerebrum den untersten dem Ösophagus direkt aufliegenden Teil des Oberschlundganglions, der charakterisiert sein soll durch den Nerv zum TÖMÖSVARYschen Organ (withe spot NEWTONS). Dieser Nerv existiert nicht und wurde von HALLER selbst in einem späteren Nachtrag (1907) widerrufen. Er hat es aber versäumt, daraus die Konsequenz zu ziehen, d. h. diese Gehirnsphäre, aus der lediglich der innere motorische Nerv der Antenne entspringt, dem Deutocerebrum einzuverleiben. Ich werde später zeigen, daß kein Grund besteht, von der allgemein üblichen VIALLANESschen Einteilung abzugehen, was auch schon JONESCU (1909, p. 114) betont hat. Aus obigem Grunde bezeichnet HALLER die Schlundkommissur als „ganz kurz“, während NEWTON sie als „ziemlich lang“ beschreibt. HALLER geht dann auf den Verlauf der Stiele ein, den er in wesentlichen Teilen verkannt hat. Der Stiel aus der äußeren Markschale soll NEWTONS cauliculus sein und hinter den Stiel aus der medianwärtigen Markschale, NEWTONS pedunculus, zu liegen kommen[1]. Das Studium der NEWTONschen Arbeit ergibt aber, wie bereits erwähnt, daß er die beiden aus den Markschalen kommenden Fasermassen als pedunculus bezeichnet, während unter cauliculus der rückläufige Stiel gemeint ist, der nach NEWTON und allen früheren Autoren keinerlei Verbindung mit den Markschalen oder Bechern eingeht (the line of demarcation between de calices and the cauliculus is very distinct, and there seems to be no nervous connection between them, p. 350). Nur bei flüchtiger Lektüre des Textes kann man die NEWTONschen Abbildungen falsch interpretieren. HALLER hat nun in seinen Figuren 6 *A* u. 7 den rückläufigen Stiel ganz richtig wiedergegeben, jedoch das erste Mal als äußeren, das zweite Mal als medianen Stiel gedeutet. Die beiden Hälften des Syncerebrums werden durch ein Kommissurensystem verbunden. Die Querverbindungen oberhalb des Zentralganglions faßt er unter dem Namen Dorsalkommissur zusammen, die Antennalkommissur mit sich anschließenden Querfasern als Ventralkommissur. Er vergleicht dann den Bau des Opticus und die Einteilung des Gehirns mit anderen Insekten und geht dabei zu Apis über. Hierüber kann ich auf JONESCU (1909) verweisen. In einem Ab-

1) Übrigens gebraucht HALLER die beiden NEWTONschen Namen auf p. 213 gerade umgekehrt wie auf p. 207.

schnitt über „strukturelle Zustände" macht er weitgehende histologische Angaben, welche ich unten kritisch betrachten werde.

HALLERS Aufzählung der Kommissuren sei hier kurz wiedergegeben. Das Sehganglion tritt durch Nervenfasern in Verbindung „1. mit dem der anderen Seitenhälfte, 2. mit den Globulis, 3. mit der Pars intercerebralis anterior, 4. mit dem Antennalganglion, 5. mit dem unteren Schlundganglion und dem Bauchmark, 6. mit dem Zentralganglion." „Die Globuli stehen in Verbindung 1. mit dem Sehganglion, 2. mit der ganzen Pars intercerebralis, 3. mit der unteren Schlundganglienmasse und dem Bauchmark, 4. mit dem Zentralganglion." Hier wäre wohl noch 5. mit den Antennalganglion nachzutragen. Das Antennalganglion 1. mit dem der anderen Seite, 2. mit der Pars intercerebralis anterior und den Globulis, 3. mit dem seitlichen Teil des Protocerebrums, 4. mit dem Zentralganglion, 5. mit dem unteren Schlundganglion und dem Bauchmark. Auffallenderweise ist ein beim Ganglion opticum an Hand einer Figur (15) beschriebenes und als Funiculus opticoantennalis bezeichnetes direktes Nervenbündel zum Antennalganglion (oben Nr. 4) bei letzterem nicht erwähnt. Beim Antennalganglion wird nur erwähnt, daß es „durch Vermittlung des Zentralganglions wohl auch mit optischen Zentren" in Verbindung steht. Zum Schluß folgen noch allgemeine Betrachtungen über die phyletische Entstehung des Tracheatensyncerebrums.

Von W. VON REITZENSTEIN erschienen 1904 Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnaugen von Periplaneta orientalis. Er zeigt hierbei, daß der „withe spot" NEWTONS, das TÖMÖSVARYsche Organ HALLERS, den Charakter eines echten Ocellus trägt, den er allerdings als rückgebildet ansieht.

Diese Arbeit gab HALLER den Anlaß, 1907 eine Berichtigung erscheinen zu lassen, wobei er gleich weitere Bemerkungen „über die Ozellen von Periplaneta orientalis" anschließt. Er findet jetzt auch den aus der Pars intercerebralis entspringenden und der Oberfläche des Protocerebrums aufliegenden Ozellarnerven. Auch er betrachtet die Ozellen bei Blatta und Periplaneta als in Rückbildung begriffen, ja er vermutet sogar, daß sie „zu je einem eigenartigem Sinnesorgan werden, die womöglich doch nicht mehr zur Lichtperzeption dienen"[1]).

1) HALLER bezeichnet in seiner zweiten Arbeit (1907, p. 261) das Untersuchungsobjekt seiner ersten Arbeit als „Blatta germanica" und führt demgegenüber als neues Objekt Periplaneta orientalis ein. Er gibt eine neue Figur (4), welche das Gehirn von Periplaneta orientalis in Sagittalansicht darstellen soll und fordert zum Vergleich dieser mit der früheren Figur auf (p. 261). Nun hat er aber das

E. LINK (1909) bespricht in seiner Arbeit über die Stirnaugen der hemimetabolen Insekten auch die Ozellen der Blattiden, vor allem Periplaneta orientalis. Er gibt eine durchaus richtige Beschreibung des feineren Baues mit einer Querschnittsfigur. Die unrichtigen Angaben v. REITZENSTEINS (1904) und HALLERS (1907) weist er ausführlich zurück. Über die Funktion der Ozellen ist er der Ansicht, daß sie mit der raschen Bewegung, dem Fliegen oder Springen, zusammenhängt. Für Periplaneta erklärt er ihr Vorhandensein aus dem raschen Lauf dieser Tiere (p. 370).

Die Frage der „Bedeutung der Ozellen der Insekten" wird eingehend behandelt von DEMOLL und SCHLEURING (1912). Sie stellen 11 verschiedene Deutungen zusammen, die von früheren Autoren teils einzeln, teils mehrere zusammen gemacht wurden. Auf ihre eigene Ansicht komme ich später zurück (p. 289).

Zum Schluß seien noch Versuche erwähnt, die S. SZYMANSKI (1912) an Küchenschaben angestellt hat und mit welchen er nachzuweisen sucht, daß sie zur Änderung ihres Verhaltens durch Erlernung fähig sind. Auf das Nähere wird im biologischen Teil eingegangen werden.

I. Teil.

Periplaneta orientalis.

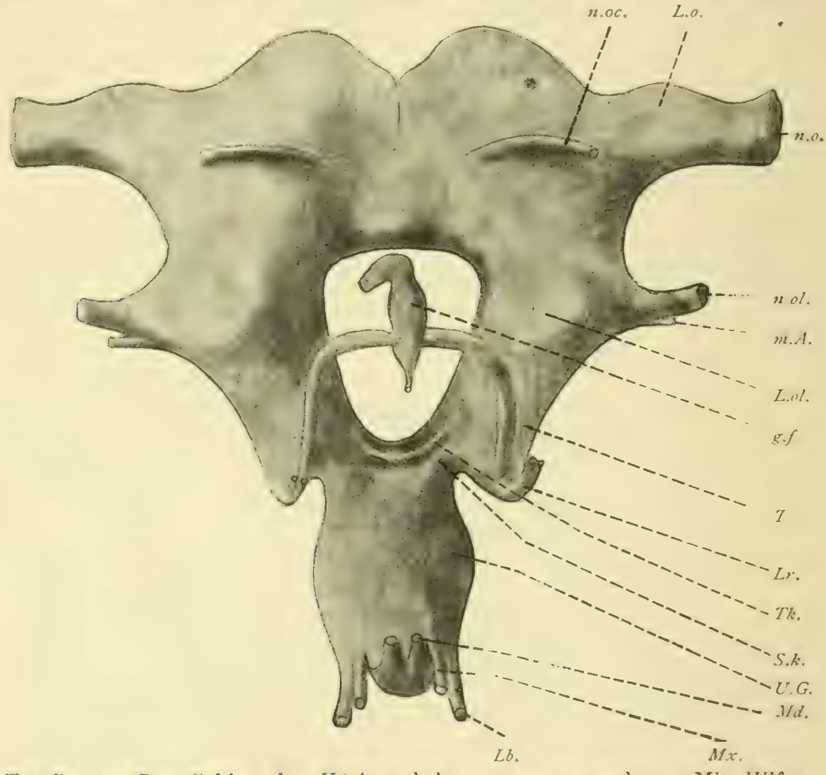
Die Lage des Gehirns im Kopfe und die Teile des Gehirns.

Der Kopf von Periplaneta orientalis wird mit seiner Längsachse nahezu senkrecht zur Längsachse des Körpers getragen. Es folgt daraus, daß die Verlängerung des Bauchmarks das Protocerebrum etwa senkrecht trifft. Schon NEWTON (1879) hat (in seiner Fig. 1) die Lage des Gehirns im Kopfe wesentlich richtig

---

Untersuchungsobjekt in seiner ersten Arbeit (1905) durchweg als „Blatta orientalis" bezeichnet und es dabei vollständig mit dem früherer Autoren identifiziert, die alle zweifellos Periplaneta (= Blatta) orientalis, die gemeine Küchenschabe, untersucht haben. HOFER stellt Blatta orientalis (auf p. 19) Blatta germanica deutlich gegenüber und NEWTON benutzt (p. 345) direkt den Namen Periplaneta orientalis. Wir hätten also einen geschlossenen Ring, und es ist trotz der binären Nomenklatur schlechterdings unmöglich zu sagen, ob HALLER die große dunkle Küchenschabe, vom Volk Schwabe genannt (s. Textfig. 5), gemeint hat oder die kleine braune sog. Russe. Trotzdem habe ich seine erste Arbeit so angesehen, wie sie allein angesehen werden muß, nämlich als Periplaneta orientalis behandelnd. Übrigens habe ich mich an meinen Serien von Blatta germanica überzeugt, daß die Fehler seiner Arbeit dort keine Rechtfertigung finden.

angegeben. Hofer (1887) gibt zu dieser Frontalansicht eine ergänzende Sagittalansicht. Haller (1905) glaubt, daß beide Autoren das Syncerebrum im Kopfe zu weit nach oben verlegt hätten. Ich kann darin Haller nicht beistimmen. Zwischen Darm und Protocerebrum zeichnet Haller umfangreich „die Speicheldrüse", die ich ebensowenig finden konnte, wie Hofer

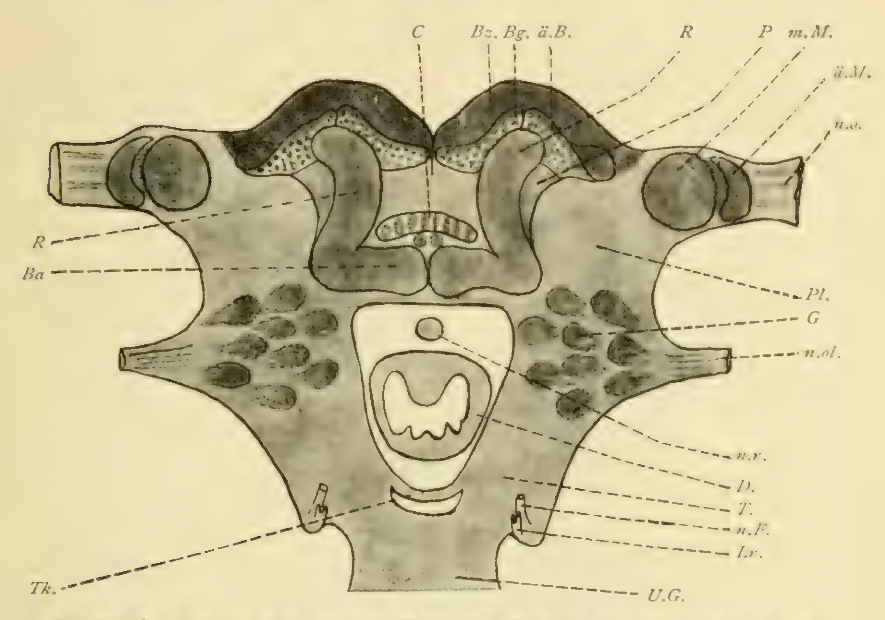


Textfig. 1. Das Gehirn der Küchenschabe von vorn gesehen. Mit Hilfe eines Plattenmodells modelliert. Vergr. 45,5. *n.oc.* Ocellarnerv, *L.o.* Lobus opticus, *n.o.* Nervus opticus, *n.ol.* Nervus olfactorius, Antennalnerv, *m.A.* motorischer Nerv der Antenne, *L.ol.* Lobus olfactorius (Deuterocerebrum), *g.f.* Frontalganglion, *T* Tritocerebrum, *Lr.* sensibler Labralnerv, *Tk.* Tritocerebralkommissur, *S.k.* Schlundkommissur, *U.G.* Unterschlundganglion, *Md.* Mandibularnerv, *Mx.* Maxillarnerv, *Lb.* Labialnerv.

in seiner ausführlichen Arbeit über die Speicheldrüsen. Nach Hofer liegen die Speicheldrüsen paarig neben dem Darm, den sie fast in seinem ganzen Verlauf im Körper begleiten. In der Einteilung des Gehirns schließe ich mich an die von Viallanes eingeführte an:

Das Protocerebrum ist durch das Ganglion opticum, die pilzförmigen Körper, den Zentralkörper und die Ocellarnerven

gekennzeichnet. Es nimmt weitaus den größten Teil des Gehirns für sich in Anspruch. Eine seichte, sagittal verlaufende Furche zeigt die Grenze des rückläufigen Stiels gegen die Becher an. Eine zweite, ebenfalls sagittale Furche grenzt die Füllzellen der Becher nach rückwärts ab. Die Abgrenzung des Ganglion opticum ist nicht so scharf, wie sie von früheren Autoren angegeben ist, ebenso die der Pars intercerebralis (vgl. Textfig. 1).

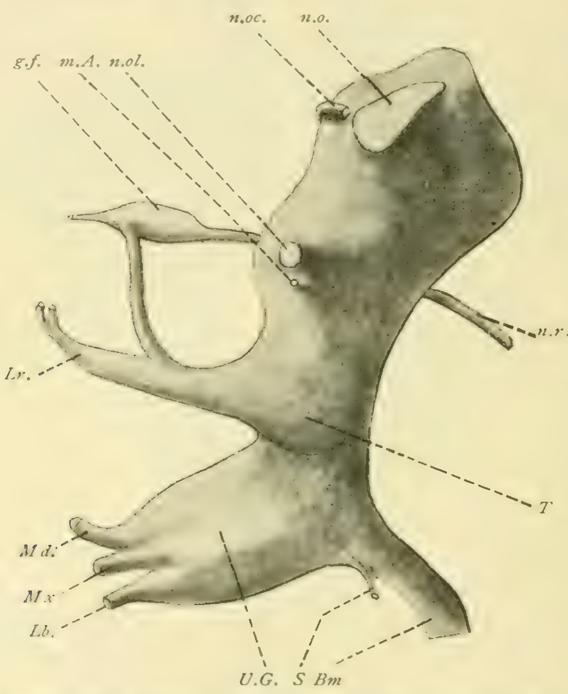


Textfig. 2. Schema der inneren Teile des Gehirns in entsprechender Ansicht wie Textfig 1. Vergr. 15,5. *C* Zentralkörper, *Bz.* Becherzellen, *Bg.* Becherglomerulen des inneren Bechers, *ä.B.* äußerer Becher, *R* rückläufiger Stiel, *P* Pilzstiel, *m.M.* mittlere Fibrillärmasse (Marklager), *ä.M.* äußere Fibrillärmasse des Ganglion opticum, *n.o.* Nervus opticus, *Pl.* Protozerebralloben, *G* Glomeruli des Olfactoriusganglions, *n.ol.* Antennennerv, *n.r.* Nervus recurrens, *D.* Darm, *T* Tritocerebrum, *n.F.* Nerv zum Frontalganglion, *Lr.* Labialnerv, *U.G.* Unterschlundganglion, *Tk.* Tritocerebralkommissur, *Ba* Balken der pilzförmigen Körper.

Das Deuterocerebrum ist gekennzeichnet durch den Abgang der beiden Antennennerven. An unpaaren Gebilden besitzt es nur noch die Antennalkommissur. Es ragt bei Periplaneta kaum noch zur Hälfte über die Darmdurchtrittsstelle hinaus. Es ist gut abgesetzt gegen das

Tritocerebrum, welches durch den Abgang der Nerven zur Oberlippe und zum Frontalganglion gekennzeichnet ist. Es tritt bei Periplaneta besonders charakteristisch hervor (Textfig. 3).

Da es ja bereits unterhalb des Darmes gelegen ist und eine subösophageale Kommissur besitzt, könnte man es als erstes Subösophagealganglion bezeichnen, wie es Haller getan hat. Damit aber keine Verwechslung mit dem Unterschlundganglion eintritt, behalte ich den Namen Tritocerebrum bei. Textfig. 1 zeigt deutlich, wie scharf es sich gegen das Unterschlundganglion absetzt. Dagegen läßt es sich von den Schlundkonnektiven nur in den Schnittbildern scharf trennen (Fig. S_2).



Textfig. 3. Gehirn der Küchenschabe von der linken Seite, vgl. Textfig. 1. *n.r.* Nervus recurrens, *Bm* Bauchmark, *S* Speicheldrüsennerv, im übrigen wie Textfig. 1.

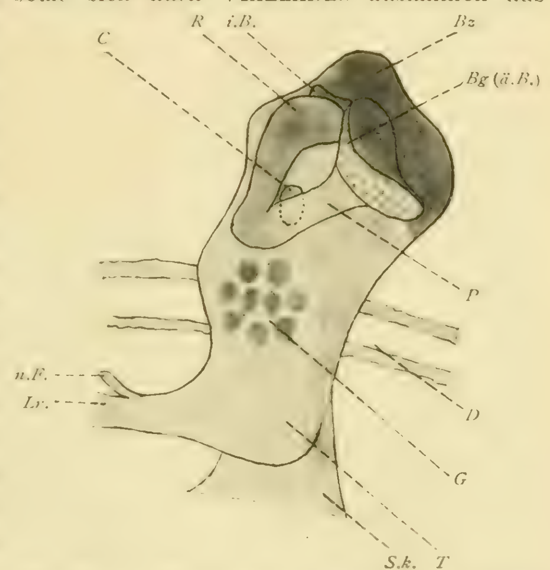
Als Schlundkommissur bezeichne ich den ganzen Teil, der seitwärts der Darmdurchtrittsstelle gelegen ist, soweit er nicht dem Deutero- oder dem Tritocerebrum angehört. Richtiger würde sie Schlundkonnektiv genannt werden. Sie zeichnet sich durch Längsfaserzüge aus. Haller bezeichnet als Schlundkommissur nur den oberhalb des 1. Subösophagealganglions (mein Tritocerebrum) befindlichen Teil und beschreibt sie deshalb als „ganz kurz". Liénard (1880) führt sie in seiner Tabelle der Kommissuren (abgedruckt bei Kolbe 1893) als sehr verlängert auf. Die Wahrheit liegt wohl in der Mitte.

Im Gegensatz zu Viallanes betrachte ich mit Jonescu und anderen Autoren als vierten Teil des Gehirns das Unterschlundganglion. Es ist charakterisiert durch den Abgang der drei Nervenpaare zu den Mandibeln, den Maxillen und zur Unterlippe. Nach rückwärts gehen außer dem Bauchmark noch die jenes begleitenden Nerven zu den Speicheldrüsen ab (Textfig. 3).

Beschreibung der einzelnen Teile des Gehirns.

1. Das Protocerebrum.

Das Protocerebrum (oder Procerebrum-Berlese, Archencephalon-Bütschli) setzt sich nach Viallanes zusammen aus folgenden Teilen: Ganglion opticum, Ocellarganglion, Lobus protocerebralis, Brücke (Pons protocerebralis), medianes Protocerebrum. Haller hat den medianen, zwischen den pilzförmigen Körpern gelegenen Teil Pars intercerebralis genannt; hierzu gehören die Brücke und das mediane Protocerebrum mit Ausnahme des Zentralganglions. Vom Lobus protocerebralis trennen sich als die wichtigsten Gebilde die pilzförmigen Körper ab (Textfig. 2 u. 4).



Textfig. 4. Schema der inneren Teile in entsprechender Ansicht wie Textfig. 3. *i.B.* innerer Becher, im übrigen wie Textfig. 2.

Die pilzförmigen Körper.

(Corpora pedunculata, Berlese.)

Flögel hat diese Gebilde als eine Art Gerüst des Gehirns bezeichnet, Newton nennt sie mushroom bodies oder Corpora fungiformia, Haller Globuli. Sie werden eingeteilt in:

1. Becher (Flögel), calices (Newton, Berlese), Markschalen (Haller).

2. Hinterast (Flögel), pedunculus (Newton), medianer Stiel (Haller), fusto (Berlese) oder einfach Pilzstiel.
3. Vorderhorn (Flögel), cauliculus (Newton), äußerer Stiel (Haller), tubercolo anteriore (Berlese) oder rückläufiger Stiel.
4. Balken (Flögel), trabecula (Newton), Querstück (Haller), tubercolo interno (Berlese).

Ich will die bei anderen Insektengehirnen gebräuchlichsten Ausdrücke benützen: Pilze, Becher, Stiele und rückläufige Stiele.

Die Becher. Das Protocerebrum von Periplaneta ist, abgesehen von den beiden bereits erwähnten seichten, sagittal verlaufenden Furchen, nach obenhin schön gewölbt. Diese Wölbung wird ausgefüllt durch zahllose kleine Belagzellen (Textfig. 2), die zu den pilzförmigen Körpern gehören, die Becherzellen (Flögel). Jede dieser Zellen setzt sich in einen Achsenfaden fort, der den Bechern zustrebt. Diese Fasern sammeln sich wie Gebirgsbäche zu Strömen. Wir können sie nach dieser Orientierung einteilen, einmal nach den beiden Bechern, dann in solche, die der äußeren Wand, solche, die der inneren Wand des Bechers und endlich solche, die direkt dem Stiele zuströmen. Diese Teile sind in den Präparaten durch mehr oder weniger deutliche Zwischenräume getrennt (Fig. F_2) oder lassen sich durch die reihenweise Anordnung der Zellen erkennen. Die innere Auskleidung der Becher bildet eine Fasermasse, die etwa ein Drittel des Bechers für sich beansprucht. In diese treten die Achsenfäden der Belagzellen ein und teilen sich in ihr (vgl. Textfig. 10). Die in den Stiel gehenden Fasern (Neuriten) zeigen die Frontalschnitte (Fig. F_2). Die in die Glomerulenpolster abzweigenden Fasern (Dendriten) sind in den Horizontalschnitten deutlich, wo diese längs und jene quer getroffen sind (Fig, H_1). Hier machen die Fasern einen gekreuzten Eindruck. Es scheint, daß Fasern aus entfernt voneinander gelegenen Zellen sich in derselben Glomerule auflösen. Die Glomerulen der Becher sind nicht größer als die Becherzellen und zählen ebenso wie diese nach Tausenden. Sie erscheinen bei Malloryscher Färbung schön violett. Ich habe daher bei meinen Zeichnungen (Taf. 4 u. 5) für alle diejenige Substanz, die Glomerulenstruktur und Färbung hat und nach der Theorie als Ort für Auflösung der Nervenendbäumchen (Neuriten oder Dendriten) gilt, violette Farbe benützt. Man muß also in dem Gehirn überhaupt dreierlei histologische Massen auseinanderhalten: Ganglienzellenbelag, Nervenfaserzüge und Glomerulensubstanz. Die beiden letzteren sind die Punktsubstanz

älterer Autoren. Es ist aber wichtig, die Glomerulensubstanz von den Faserzügen zu unterscheiden, da in der ersteren die Verbindungen der Dendriten mit anderen Dendriten oder mit Neuriten zustandekommen. Die Zeichnungen sind insofern schematisiert, als die Zahl der gezeichneten Ganglienzellen und Becherglomerulen nur einer viel dünneren Lage als einem 7,5 μ-Schnitt entspricht, während für den Verlauf der Fasermassen die ganze Dicke des Schnittes herbeigezogen wurde. Es wird hieraus verständlich sein, daß es sich bei den Pilzstielen in Fig. F_2 (Taf. IV) weniger um eine Kreuzung als um eine Art Drehung der Fasermassen handelt. Dies wird sofort deutlich, wenn man den Horizontalschnitt, auf dem die Stiele quer getroffen sind, dazu vergleicht (Fig H_2). Die Vereinigung der Fasermassen aus den Bechern in den

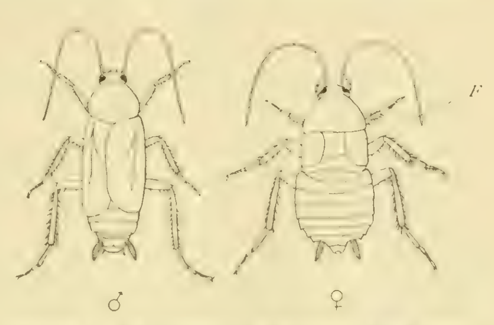
Pilzstielen findet nicht durch paralleles Aneinanderlegen der Fasern, sondern durch eine halbe Schraubendrehung derselben statt. Die Fasern aus der inneren Wand des inneren Bechers legen sich um diejenigen aus der äußeren Wand dieses Bechers (Fig. F_2) und diese beiden gemeinsam um die Fasermassen aus dem äußeren Becher (Fig. H_2). Infolgedessen kommt es dahin, daß, nach Vereinigung der Pilzstiele mit dem rückläufigen Stiel, die Fasern aus der inneren Wand des inneren Bechers am weitesten nach außen und die aus der äußeren Wand des äußeren Bechers am weitesten nach innen zu liegen kommen. Der innere Becher ist an Umfang etwas größer als der äußere (Fig H_1); er liegt etwas weiter vorn, so daß er bei Frontalschnitten zuerst erscheint, sich eng an den rückläufigen Stiel anlegend (Fig. F_1); seine innere Wand liegt am tiefsten und stößt median beinahe mit dem gleichen Teil der anderen Hemisphäre zusammen (Fig. F_2). Haller zeichnet (in seiner Fig. 6 B) direkt unter den Bechern einen „kugligen Vorsprung, der nur Fasern aus der einen Markmasse in die andere hinüberführt". Dies ist ebenfalls unrichtig; nirgends konnte ich auch nur eine Faser aus der einen Glomerulenmasse in die andere übertreten sehen. Die innere Wand des äußeren Bechers und die äußere Wand des inneren Bechers liegen zwar eng aneinander geschmiegt (Fig. F_2), jedoch erfolgt auch hier kein Faserübertritt. Ebensowenig, wie alle früheren Autoren schon erwähnt haben, aus dem rückläufigen Stiel.

Der rückläufige Stiel beginnt in der vorderen Mulde zwischen den beiden Bechern (Fig. H_1). Sein Anfangsstück legt sich parallel an die Wand des inneren Bechers an und trifft die

Wand des äußeren Bechers nahezu senkrecht (Fig. F_1). Seine Dicke bleibt auf Frontalschnitten auf seinem ganzen Verlauf dieselbe (Fig. F_1), dagegen zeigen Fig. S_2 und S_1, daß er in frontaler Richtung anschwillt und direkt an die Hirnoberfläche anstößt. Seinen mit der konkaven Seite nach auswärts schön gekrümmten Verlauf zeigt Fig. F_1. Hallers Fig. 7 (p. 214) hat den Stielverlauf ganz richtig, jedoch wird in der Erklärung der rückläufige Stiel als medianer, der Pilzstiel als lateraler Stiel des Globulus bezeichnet. Ebenso ist in Fig. 6 unter dem Namen „äußerer Stiel" der rückläufige Stiel gezeichnet. Ich kann mir wohl ersparen, noch näher hierauf einzugehen. Um jedem Mißverständnis vorzubeugen, betone ich nochmals, daß zwischen dem rückläufigen Stiel und den Bechern (Markschalen) kein direkter Faserübertritt stattfindet. Die Verbindung geschieht lediglich durch den Pilzstiel abwärts bis zur Einmündungsstelle des rückläufigen Stiels (Fig. S_2 und H_1). Dieselbe Figur (S_2) zeigt auch, wie der rückläufige Stiel in Lamellen angeordnet erscheint. Seine Struktur trägt durchaus den Charakter winziger Glomerulen. Wie bereits erwähnt, verschmälert er sich abwärts immer mehr und geht nach der Einmündung und Verschmelzung mit dem Pilzstiel unter rechtem Winkel umbiegend kontinuierlich in das mediane Querstück (Balken) über (Fig. F_1). Die Einmündungsstelle wurde von Jonescu (1909) Kreuzung der Stiele genannt. Zwischen dem rückläufigen und den Pilzstielen verlaufen Querkommissuren. Noch direkt vor der Einmündungsstelle treten starke kommissurale Querfaserbündel hindurch, die leicht zur Annahme einer Fasereinströmung verleiten könnten; jedoch läßt sich kein Fasereintritt nachweisen.

Die Querstücke (Balken) beider Seiten stoßen median unterhalb des Zentralkörpers zusammen, wobei wiederum kein Faserübertritt stattfindet (Fig. F_1, F_2). Die Querstücke zeigen ebenso wie der rückläufige Stiel in Frontalschnitten keine Änderung ihrer Dicke (Fig. F_1), jedoch springt beiderseits nach hinten unten, also in ungefähr gleicher Richtung wie beim rückläufigen Stiel, ein zapfenartiger Wulst vor (Taf. V, Fig. S_3). Da dieser in den tiefsten Schnitten noch durch eine dorsoventrale Furche abgetrennt ist, darf ich wohl mit Recht dieses Gebilde mit den von Böttger (1910) beschriebenen Trauben analogisieren. Böttger hat bei Lepisma saccharina, dem Silberfischchen, gefunden, daß der aus den pilzförmigen Körpern kommende Stiel an der Kreuzungsstelle in zwei Trauben sich trennt, die beide je fünf Beeren tragen.

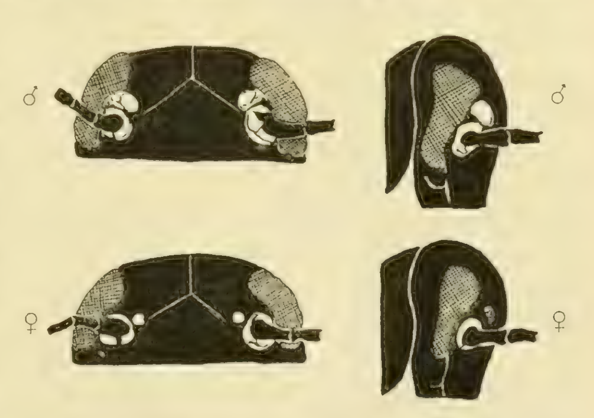
Diese Beeren sind glomerulenartige Faserballen, in denen sich Nervenfasern aus den Stielen und aus den Protocerebralloben auflösen. Er hält diesen Befund für den primären Zustand, aus dem durch Reduktion allmählich der höchste Zustand, der der Hymenopteren, entstanden ist. Dort sind keine einzelnen Beeren mehr nachweisbar, sondern endigen die Stiele als einfache mediane Endkolben. Es würde hiernach Periplaneta einen mittleren Stand einnehmen, bei dem sich noch die letzten Reste der Trauben erhalten haben.



Textfig. 5. Männchen und Weibchen der Küchenschabe in natürlicher Größe. *F* die rudimentären Flügel des Weibchens.

Ganglion opticum und Facettenaugen.

Bekanntlich zeichnet sich die männliche Küchenschabe vor der weiblichen außer durch die Cerci und die Länge des Abdomens durch ihre Flügel aus. Sie besitzt leidlich gut ausgebildete Flügel und Flügeldecken, während beim Weibchen nur zwei kurze Stummel übrig bleiben (s. Textfig. 5). Noch nirgends fand ich eine Erwähnung des sexuellen Dimorphismus der Facettenaugen oder der Ozellen. Ich gebe daher in Textfig. 6 eine vergleichende Ansicht derselben.



Textfig. 6. Oberer Teil des Kopfes der männlichen und weiblichen Küchenschabe in Vorder- und Seitenansicht zum Vergleich der Facettenaugen und Ozellen. Vergr. 7,5 lin. Die Seitenansicht des ♀ zeigt einen besonders rudimentären Ocellus.

Das Facettenauge des Weibchens ist wesentlich kleiner als das des Männchens. Nicht in demselben Maße steht das Ganglion opticum des Weibchens hinter dem männlichen zurück. Bei der

Larve, wo ein sexueller Unterschied noch nicht wahrgenommen wird, ist das Ganglion opticum im Verhältnis zum übrigen Gehirn unverhältnismäßig groß ausgebildet.

Der Sehnerv geht vom Protocerebrum seitlich ab, mit geringer Neigung nach rückwärts. Gleich nach seinem Abgang bildet er eine beim Weibchen geringere, beim Männchen kräftigere Anschwellung, das Ganglion opticum. Sein Querschnitt ist zuerst fast rund und geht dann nach auswärts allmählich in ein Oval über, dessen Längsachse der Längsachse des ganzen Gehirns parallel geht. Hallers Abbildung des Ganglion opticum scheint nach einem männlichen Exemplar gemacht zu sein. Seine Übersichtsfigur (Fig. 5) gibt aber auf jeden Fall die Nervenbündelschichte übertrieben lang an. Das Ganglion opticum divergiert unter dem Facettenauge in eine zuerst kleine, dann nach außen hin größer werdende Zahl getrennter Nervenbündel, die in den einzelnen Ommatidien endigen. Diese Nervenbündelschichte verhält sich in ihrer größten Ausdehnung zu der des Ganglion opticum wie 13:24. Ich kann deshalb nicht Hallers Annahme beipflichten, daß „bei den Orthropteren ein kurzgestieltes kompaktes Sehganglion vorhanden ist, das weit vom Komplexauge entfernt liegt.“ Bei der Larve erscheint die Nervenbündelschichte verhältnismäßig groß und das Ganglion opticum noch enger mit dem Gehirn verbunden. Diese Verhalten spricht für die Hypothese Hallers, daß als primärer Zustand bei den Myriopoden das Ganglion opticum noch eng mit dem Protocerebrum vereint ist, bei den Insekten sekundär nach außen rückt und sich immer mehr dem Komplexauge nähert.

Die besten Arbeiten über den Opticus der Insekten sind diejenigen von Berger und Viallanes; ich will mich daher an diese Autoren anschließen. Das Ganglion opticum wird von außen nach innen eingeteilt in:

1. Nervenbündelschichte (Berger), couche des fibres postretiniennes (Viallanes), strato di fibre postretiniche (Berlese).

2. Körnerschichte + Molekularschichte + Ganglienzellenschichte der Retina (Berger), lame ganglionnaire (Viallanes), lamina ganglionare (Berlese), äußere Fibrillärmasse (Jonescu u. a.)

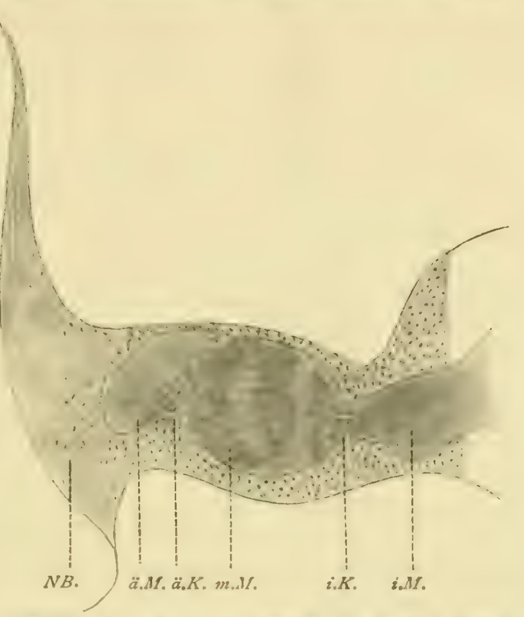
3. Äußere Kreuzung (Berger), chiasma externe (Viallanes), chiasma externa (Berlese).

4. Äußeres Marklager (Berger), masse médullaire externe (Viallanes), massa midollare esterna (Berlese), mittlere Fibrillärmasse.

5. Innere Kreuzung (BERGER), chiasme interne (VIALLANES, BERLESE).

6. Inneres Marklager (BERGER), masse médullaire interne (VIALLANES, BERLESE), innere Fibrillärmasse (JONESCU u. a.).

Die Nervenbündelschichte ist bei Periplaneta kurz und gedrängt, in ihrer längsten Ausdehnung nicht mehr als 100 μ reichend. Der Nervus opticus teilt sich zuerst in zwei, hierauf gleich in sechs Bündel, welche sich dendritisch verästelnd unter dem Facettenauge verteilen. Teilweise ist auch hier schon eine Kreuzung der Nervenfasern zu bemerken (Textfig. 7). Die Faserbündel sind reichlich von Ganglienzellen umkleidet. Die Zahl der Zellen nimmt nach innen immer mehr zu und verdichtet sich schließlich zu der BERGERschen Körnerschichte, die bei Periplaneta keine scharfe Absonderung zuläßt. Die Ganglienzellen setzen sich von hier als Rindenbelag kontinuierlich ins Protocerebrum fort.



Textfig. 7. Horizontalschnitt durch das Ganglion opticum der Küchenschabe. Vergr. 106. *NB.* Nervenbündelschichte, *ä.M.* äußere Fibrillärmasse, *ä.K.* äußere Kreuzung, *m.M.* mittlere Fibrillärmasse, *i.K.* innere Kreuzung, *i.M.* innere Fibrillärmasse (Marklager).

Die Körnerschichte mit der Molekularschichte und der Ganglienzellenschichte rechnet BERGER als ganglionären Teil zur Retina. Die Molekularschichte der Küchenschabe ist eine halbmondförmige, kompakte, netzartige Fasermasse, in welche die Nervenbündel eintreten (Textfig. 7). Die Ganglienzellenschichte ist nur durch ganz wenige Zellen, die eine Einbuchtung des Rindenbelags bilden, vertreten. Die aus der Molekularschichte nach innen austretenden Fasern kreuzen sich und bilden so die äußere Kreuzung (Textfig. 7). Nach der Kreuzung treten die Fasern in

das äußere Marklager. Diese beinahe kugelförmige Fasermasse nimmt den größten Teil des Ganglion opticum ein. Die stark konvexe Seite ist dem Facettenauge zugekehrt, die Fasern sind radial angeordnet, dichtere und dünnere Lagen wechseln in konzentrischer Anordnung. Die austretenden Fasern gehen größtenteils nach erfolgter innerer Kreuzung in das innere Marklager über. Ein Teil löst sich jedoch in den Ganglienzellen des Belags auf. Das innere Marklager geht in die Protocerebralloben über und zeichnet sich vor diesen nur durch etwas dichtere Struktur aus.

Ozellen und Ozellarnerven.

Die Ozellen der Küchenschabe sind unter dem Namen „Fenster" längst bekannte weiße Flecke innerhalb der Ursprungsstelle der Antennen. Über ihre Bedeutung herrschten verschiedene Ansichten, bis ihre Ozellennatur durch die Arbeiten von REITZENSTEIN (1904), HALLER (1907) und LINK (1909) nachgewiesen wurde[1]). Über ihren feineren Bau hat LINK eine ausgezeichnete Abbildung und Beschreibung gegeben, sowie die Irrtümer der früheren Autoren berichtigt; ich kann deshalb hiervon absehen. Jedoch kat keiner der Autoren des sexuellen Dimorphismus Erwähnung getan. Die Ozellen des Männchens grenzen direkt an das Facettenauge, die weiblichen sind nur halb so groß und etwas vom Facettenauge abgerückt. Zum Vergleich diene Textfig. 6. Übrigens schwankt die Größe erheblich. Bei Durchsicht einer größeren Anzahl fand ich einige Weibchen (etwa 5%), deren Ozellen von außen kaum mehr wahrgenommen werden konnten. Ein solches ist in der Seitenansicht der Textfig. 6 abgebildet. Da also der sexuelle Unterschied der Ozellen, Facettenaugen und Flügel so auffällig Hand in Hand geht, nehme ich entgegen der Ansicht LINKS wie die früheren Autoren an, daß sie in Rückbildung begriffen sind. Diese Anschauung und die neueren Hypothesen über die Funktion der Ozellen unterstützen sich gegenseitig. LINK (1909) und HESSE (1910), ebenso wie DEMOLL (1912) sind der Ansicht, daß die Funktion der Ozellen in engem Zusammenhang mit der raschen Bewegung, insbesondere dem Fluge, steht. Es werden zahlreiche Beispiele angeführt, daß die Ozellen vor allem bei raschfliegenden Insekten verbreitet sind,

1) KÜKENTHAL erwähnt in seinem zoologischen Praktikum (1909) die Fenster als Stellen mit verdünntem Chitin. In Wirklichkeit ist die Cuticula linsenartig verdickt, jedoch ungefärbt.

daß bei geflügelten Individuen einer Art Stirnozellen vorkommen, wo sie den ungeflügelten Individuen derselben Art oder nahe verwandten Arten fehlen (z. B. Blastophaga, Mulilla). Oder es werden bei Rückbildung der Flügel auch die Ozellen rudimentär (z. B. Ameles). Das Vorkommen von Ozellen bei Periplaneta wurde seither als Gegenbeispiel angesehen, tritt nun aber zu den Stützen dieser Hypothese. Schon LINK glaubt, daß die Stirnaugen an „eine spezielle Funktion angepaßt sind, so daß sie nur Hilfsorgane vorstellen und die Facettenaugen nicht zu ersetzen vermögen" (1909, p. 372). DEMOLL und SCHEURING stellen in dieser Hinsicht umfassende Hypothesen auf. Sie glauben, daß „die Bedeutung der Ozellen bei den Imagines in der Förderung der Entfernungslokalisation liegt", daß die Facettenaugen nicht allein, sondern erst mit Hilfe der Ozellen zur Tiefen- oder Entfernungsrezeption befähigt sind. Ist dies richtig, so „muß das gesamte Sehfeld der Ozellen innerhalb des Sehfeldes der Facettenaugen liegen". Dies suchen sie zu beweisen durch zahlreiche Bestimmungen des Sehfeldes mit Hilfe des Augenspiegels. Auch für Periplaneta trifft diese Forderung zu. Ich bin nun der Ansicht, daß das gemeinsame Zurückgehen der Facettenaugen, Ozellen und Flügel bei Periplaneta die Hypothese DEMOLLS über ihr Zusammenarbeiten unterstütze. Als die Küchenschabe sich an die menschlichen Wohnungen gewöhnte, sozusagen Haustier wurde, zeigte sich das Flugvermögen mehr und mehr als entbehrlich und mit ihm die Sehwerkzeuge, soweit sie zur Orientierung beim Flug dienten. Beim Männchen erhielt sich beides länger im Interesse der Vermischung.

Eine weitere Stütze erhält die Theorie DEMOLLS durch den eigentümlichen Verlauf der Innervierung der Insektenozellen. v. ALTEN (1909) findet bei den Hymenopteren, daß die Nervenfasern aus dem Medianozellus sich vollständig kreuzen, diejenigen aus den Lateralozellen nur zu geringen Teilen. Ebenso fand LINK bei Panorpa und Gomphus eine partielle Kreuzung der Nervenfasern. Den Locustiden und Acridiern soll eine solche fehlen. DEMOLL und SCHEURING finden sie bei Ephemera. Sie erklären diese Kreuzungsverhältuisse aus dem Zusammenarbeiten der Ozellen mit den Facettenaugen. Die Ozellennerven wenden sich der Gehirnhemisphäre zu, aus der auch das zugehörige Facettenauge innerviert wird. Folglich muß, — vorausgesetzt daß die Linse ein umgekehrtes Bild auf der Retina entwirft — bei dem Medianozellus eine Kreuzung und nachfolgende Teilung der

Fasern eintreten, bei den Lateralozellen eine teilweise Kreuzung, wenn ihnen ein binokularer Sehraum zukommt. Das Fehlen einer Kreuzung bei Locustiden und Acridiern erklärt sich daher aus dem Mangel eines binokularen Sehfeldes der Ozellen. Endlich ist noch anzunehmen, daß direkte Fasern die Ozellen mit denjenigen Facettenaugenganglien verbinden, mit denen sie zusammenarbeiten. Solche Verbindungen weist v. ALTEN bei Bombus agrorum nach, DEMOLL und SCHEURING bei Panorpa communis.

Der Ozellarnerv von Periplaneta geht von dem Ozellus medianwärts und legt sich dem Protocerebrum an (Textfig. 1). Er tritt ungefähr an der Stelle ins Gehirn ein, wo der rückläufige Stiel mit dem inneren Becher eine Mulde bildet. In Fig. H_1 ist er noch nicht ins Gehirn eingetreten. Ist dies geschehen, so verläuft der Nerv zwischen den Belagzellen durch rückwärts und abwärts, zugleich etwas medianwärts, auf den Zentralkörper zuhaltend (Fig. H_2). Er nähert sich der sogenannten Gehirnbrücke, überschreitet dieselbe und legt sich dann an ihre Innenseite an. Hier entschwindet er der weiteren Verfolgung, da er mit anderen Fasermassen sich teils in der Brücke, teils im Zentralkörper auflöst.

Pars intercerebralis (HALLER).

(Medianes Protocerebrum, VIALLANES.)

Der von HALLER Pars intercerebralis genannte Teil liegt median zwischen den pilzförmigen Körpern und dem Zentralkörper. Er wurde früher, teilweise mit dem Zentralkörper zusammen, als medianes Protocerebrum bezeichnet. Er besteht aus Ganglienzellen von besonderer Größe sowie einem über dem Zentralkörper gelegenen eigentümlichen Gebilde, der Protocerebralbrücke. PIETSCHKER (1910, p. 40) glaubt, daß die Pars intercerebralis mit den Ozellen in Beziehung steht, da sie stets beim Vorhandensein der Ozellen gut ausgebildet sei. Wie bereits erwähnt, treten die Ozellarnerven in die Pars intercerebralis ein und verlaufen in ihr bis zur Brücke. JONESCU ist deshalb der Ansicht, daß dieses Gebilde ebenfalls mit den Ozellen in Zusammenhag steht und nennt es Ozellarnervenbrücke. Er erblickt in ihm eine chiasmatische Bahn der Ozellarnerven. PIETSCHER (p. 27 u. 38) teilt diese Ansicht nicht, weil die Arbeiterin von Camponotus ligniperdus, der die Ozellen gänzlich fehlen, zwar eine stark reduzierte Pars intercerebralis, aber eine gut ausgebildete Brücke besitzt. Dasselbe findet v. ALTEN (1910, p. 532)

bei der Arbeiterin von Camponotus herculaneus. Auch er kann keine direkte Beziehung zwischen der Brücke und den Ozellarnerven feststellen und schlägt daher den Namen Intercerebralbrücke vor.

Bei Periplaneta sind die Ganglienzellen der Pars intercerebralis durch ihre bedeutende Größe deutlich von den Becherzellen getrennt (Fig. $F_1 F_2$). Ihre Achsenfäden sind nach auswärts (Fig. $H_2 H_3$) und teilweise auch nach abwärts gewandt (Fig. S_3). Man kann diese Zellen in zwei Arten scheiden; eine kleinere Sorte, etwa 1½—2 mal so groß wie die Becherzellen, hat eine große Anzahl Körnchen stark färbbarer Substanz; eine größere Sorte, deren Größe aber stark wechselt, hat einen schönen rund abgegrenzten Kern mit dunkleren Kernkörperchen. Die letzteren sind an der Vorderseite reichlich, die ersteren herrschen an der Rückseite vor (Fig. S_3). Es ist daher angebracht, mit Haller in Pars intercerebralis anterior und posterior einzuteilen. Die aus den Zellen der Pars intercerebralis entspringenden Achsenfäden haben verschiedene Angehörigkeit. Die großen Zellen der Pars anterior gehören größtenteils zum Riechstrang und entsenden ihre Dendriten in die Becherglomerulen, ihre Neuriten in den Olfactorius (Fig. F_2). Die kleineren Zellen der Pars posterior entsenden ihre Dendriten wahrscheinlich in die Brücke, ihre Neuriten nach verschiedenen Richtungen (Taf. V, Fig. H_3, vgl. Textfig. 9 u. 11).

Die Brücke ist eine streifig angeordnete Glomerulensubstanz, die halbkreisförmig, die konkave Seite nach rückwärts, horizontal über dem Zentralkörper liegt (Fig. H_3, F_2, S_3). Sie ist oben und vorn von den Zellen der Pars intercerebralis umgeben, unten und hinten legen sich Fasern an sie an, die vermutlich in ihrer Glomerulensubstanz endigen. Eine andere Verbindung ist nicht vorhanden. Diese Nervenfasern bestehen im wesentlichen aus jederseits zwei Strängen, einmal dem bereits beschriebenen Ozellarnervenstrang, dann einem starken an der Rückseite des Gehirns horizontal in lateraler Richtung bis zum Ganglion opticum verlaufenden Strang. Es scheint mir daher die Annahme berechtigt, daß die protocerebrale Nervenbrücke ein optisches Assoziationszentrum ist. Jonescu (1909, p. 142) hielt sie für die Glomerulenmasse der peripheren Ozellen. Nun ist aber wahrscheinlich, daß die Ozellen der Insektenimagines nur Hilfsorgane der Facettenaugen sind und keine selbständige Funktion besitzen (s. o.). Daher kann aus dem Verschwinden der Ozellen allein noch nicht gänzliches Fehlen der Brücke folgen. Es ist zu weitgehend, wenn

Pietschker daraus, daß trotz Mangel der Ozellen bei der Arbeiterin von Camponotus ligniperdus die Brücke gut ausgebildet ist, folgert, daß die Brücke in keinem Zusammenhang mit den Ozellen steht. Leider ist noch kein Insekt, das vollständig ohne Sehwerkzeuge ist, in dieser Hinsicht untersucht worden. Es steht also diese Hypothese noch sehr unsicher da und nur zahlreiche vergleichende Untersuchungen können ihre Berechtigung erweisen. Jedoch ist eine andere Deutung dieses eigenartigen Glomerulenorgans noch nicht vorhanden. Viallanes hat es bei den Acridiern gut ausgebildet gefunden und sieht darin nur eine Verbindung der Protocerebralloben. Hiermit ist natürlich nichts Bestimmtes ausgesagt. Außerdem wird die Verbindung der Protocerebralloben durch zahlreiche Faserkommissuren vermittelt. Denkbar wäre es, die Brücke funktionell einfach dem Zentralkörper anzugliedern und ihr dieselbe Funktion zuzusprechen.

Zentralkörper (Flögel, Newton).

(Corpus centrale Berlese).

Die Geschichte des Zentralkörpers hat Böttger (1910, p. 827 bis 830) ausführlich dargestellt. Die früheren Autoren beschränken sich fast ausschließlich auf Formbeschreibung. Eine Erklärung für die Bedeutung dieses Organs fehlt bis jetzt. Berger (1878) hält ihn für einen „Ort, in welchem eintretende Faserzüge sich auflösen, um denselben in verschiedenster Richtung zu verlassen". Auch die Abbildungen sind bei Flögel, Newton und Haller nicht genügend. Trotzdem macht Haller weitgehende Angaben über „strukturelle Zustände." Seine Angaben sind hier allgemeiner Natur und beziehen sich auf verschiedene Objekte. Mir steht nur die Nachprüfung für Periplaneta zu. Er nennt das Zentralganglion eine „wichtige Stätte für Äste aus verschiedenen Fasergruppen." Eine Verbindung mit der Schlundkommissur hat er bei Apis beobachtet. Bei Periplaneta sah er auch ein Bündel aus der oberen Ganglienzellage des Antennalganglions in den Zentralkörper eintreten. Dies ist richtig, aber nicht vollständig. In seiner Textfigur 15 hat er folgende Neurone eingezeichnet: zwei oder drei Zellen der Pars intercerebralis anterior stehen untereinander in Verbindung und entsenden einen gemeinsamen Achsenfaden, der im Zentralkörper zwei Dendriten abgibt, dann vorn aus dem Zentralkörper austretend im Bogen um das Querstück der Stiele herumbiegt und seinen Neuriten von unten in dieses hineinsendet. Wenn solche Neurone vorkommen, dann muß es sehr vereinzelt der Fall sein. Nach meinen Beobachtungen verhält es sich so: Neurone der Pars intercerebralis gehen vor dem Zentralkörper sehr nahe an ihm vorbei nach abwärts als sogenannter Riechstrang, entsenden aber keine Dendriten in denselben. Die Querstücke der pilzförmigen

Körper zeigen eine homogene Glomerulenstruktur und nirgends lassen sich Einströmungen von Faserbündeln in dieselbe nachweisen.

Der Zentralkörper von Periplaneta zerfällt nach FLÖGEL in zwei Teile. Zweifellos ist aber der obere Teil der ungleich größere und wichtigere. Der untere Teil begrenzt den Zentralkörper gegen die Querstücke der pilzförmigen Körper (Balken), wie oben die Brücke gegen die Pars intercerebralis. Der mittlere Teil besteht aus Glomerulenmasse, die vorn zusammenhängend ist und sich nach rückwärts kammartig in acht Teile spaltet (Fig. H_4). Seine gekrümmte Vorderfront macht es sofort klar, daß bei Frontalschnitten zuerst ein, dann wenige und erst zuletzt alle acht Teile sichtbar werden. NEWTON, der seine Beschreibung auf Frontalschnitte aufbaut, schreibt daher von einer Zunahme der Teile von vorn nach hinten, während FLÖGEL nach seinem Horizontalschnitt den Zentralkörper einfach in acht Teile einteilt. Zwischen diese Teile treten in sieben Bündeln Fasern von hinten ein, die in große, am Zentralkörper oben und hinten vorbeiziehende Stränge senkrecht eintreten und daher als Dendriten derselben aufzufassen sind. Diese Stränge lassen sich lateralwärts teils in das Ganglion opticum, teils zu den seitlichen Belagzellen des Protocerebrums in der Nähe des Ganglion opticum verfolgen. Ich fasse dies so auf, daß ein aus diesen Belagzellen entsprungener Achsenfaden das Gehirn durchquerend seinen Dendriten in den Zentralkörper abgibt und dann im Marklager des gegenüberliegenden Ganglion opticum endet (vgl. Textfig. 11, Neuron 5). Es wäre auch die Auffassung möglich, daß die Zelle ihren Dendriten in das zugehörige Marklager entsendet und den Neuriten in den Zentralkörper. Jedoch die Befunde am Zentralkörper sprechen viel mehr für das erstere. Nun tritt noch ein zweites System von sieben Bündeln in den Zentralkörper ein, und zwar von unten her (die Anfänge sind bereits in Fig. F_2 zu sehen). Dieses System zweigt sich ab von mächtigen, zwischen dem Zentralkörper und den Stielquerstücken liegenden Fasersträngen, welche sich zum Olfactorius verfolgen lassen, wo sie teils in die Glomerulen, teils in Zellen eintreten. Ihre Neurone verhalten sich ebenso wie oben die des Opticus, sie schicken Dendriten in den Zentralkörper und Neuriten in die Glomerulen der anderen Hemisphäre. Wie bereits gesagt, hat HALLER diesen Strang ganz auf die Zellen des Deuterocerebrums beschränkt gezeichnet. Diese von den Nervenzentren der beiden wichtigsten Sinneswerkzeuge, Antenne und Facettenauge kommenden Stränge lassen sich infolge ihrer Größe

am leichtesten verfolgen. Außer ihnen treten noch eine Anzahl kleinerer Stränge mit dem Zentralkörper in Verbindung. Während die Antennalverbindung in einem Bogen nach vorwärts unter dem Zentralkörper durchzieht, ist an der Rückwand ein Faserstrang, der ebenfalls mit ihm in Verbindung tritt. Dieser Strang kreuzt sich am medianen Protocerebralwulst und teilt sich dann gemeinsam mit den Faserbündeln aus der Brücke (s. oben) in die Schlundkommissur. Dadurch ist eine Verbindung des Zentralkörpers mit den motorischen Zentren gegeben. Ferner steht er noch in engem Zusammenhang mit der Brücke und dadurch auch den Ozellen. Endlich wären noch Faserstränge zu erwähnen, die den Zentralkörper mit den Becherglomerulen verbinden. Vom oberen Teil des Zentralkörpers ausgehend steigen Fasern schief empor und treten zwischen dem rückläufigen Stiel und den Bechern hindurch. An dieser Stelle zweigen senkrecht dazu Fasern ab, die sich in die beiden Becherwände verteilen. Die Zellen dieser Faserstränge liegen am seitlichen Rande des Protocerebrums. Zwei unbedeutende Knollen unterhalb des Zentralkörpers werden gewöhnlich auch noch dazu gerechnet; sie treten wesentlich mit Fasern aus dem Antennalganglion in Beziehung. So kommt es, daß der Zentralkörper entsprechend der Lage der entsprechenden Ganglienzentren von allen Richtungen Faserverbindungen besitzt. Über die Bedeutung dieser Tatsache wird später noch die Rede sein (vgl. p. 310).

Protocerebralloben.

Unter dem Namen Protocerebralloben faßt Viallanes das ganze Protocerebrum mit Ausnahme des Ganglion opticum und des medianen Protocerebrums zusammen. Die wichtigsten Teile sind bereits behandelt worden: pilzförmige Körper, Zentralkörper und Ozellennerven. Es bleibt nun noch jederseits der Raum zwischen Opticus, Olfactorius und pilzförmigen Körpern frei, vorn und hinten median zusammenhängend. Diese Teile werden von den neueren Autoren als Protocerebralloben im engeren Sinne extra behandelt. Sie sind erfüllt von zahlreichen Fasersträngen, von denen die meisten bereits erwähnt wurden. Die Querkommissuren herrschen dabei vor. Zwischen den Fasersträngen befinden sich zahlreiche kleinere Glomerulenmassen (Punktsubstanz, Neuropil) von wenig dichter Struktur, unbestimmter Form und scheinbar zwangloser Lagerung. Es ist daher eine Unmöglichkeit,

sie durchweg zu benennen und zu ordnen. Wir begnügen uns damit, die Hauptfaserzüge herauszugreifen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß in den dazwischen liegenden kleinen Glomerulenmassen sich Nebenäste verwandter Fasern in Beziehung setzen. VIALLANES (1887) hat bei der Wespe 11 Faserstränge aufgezählt, welche die Protocerebralloben mit anderen Teilen des Gehirns verbinden (abgedruckt bei PIETSCHKER 1910, p. 37). Diese Methode halte ich nicht für die richtige, weil dadurch die Protocerebralloben zu einem Zentrum gestempelt werden, während sie für alle wichtigen Faserstränge nur Durchtrittsstelle sind, wenn sie nicht aus ihren Belagzellen entspringen. Die Oberfläche der Protocerebralloben ist nämlich gewöhnlich ringsum von Zellen bedeckt, deren Fortsätze die Kommissuren bilden. Bei Periplaneta bleibt nach Abzug des Zellenbelags, der davon ausgehenden Fasern und der durchtretenden Stränge nicht mehr viel von den Protocerebralloben übrig. Es scheint, daß bei anderen Insekten die Glomerulensubstanz derselben eine größere Ausdehnung besitzt.

Der Zellenbelag an der Oberfläche ist dünn oder fehlt stellenweise ganz (abgesehen von Neurilemmzellen), verdickt sich jedoch in den Mulden zu größeren Komplexen, einmal in der medianen Einkerbung zu der Zellmasse der Pars intercerebralis, und dann jederseits in der Mulde zwischen Opticus- und Olfactoriusganglion. Letztere Ansammlungen will ich seitliche Protocerebralzellen nennen. Die gegen das Antennenganglion abgrenzenden Zellen rechne ich zum Deuterocerebrum. Die Zellen tragen denselben Charakter, wie die der Pars intercerebralis und lassen sich ebenfalls in zwei Typen einteilen, einen kleineren und einen größeren. Beide liegen bunt durcheinander, der kleinere ist häufiger.

Unter der Vorderfläche des Protocerebrums liegen die rückläufigen Stiele (Fig. F_1). Zwischen ihnen median vor dem Zentralkörper steigen Faserbündel nach abwärts, die in die Schlundkommissuren übergehen. Das auffallendste Bündel wurde bereits erwähnt. Es geht jederseits von der Brücke gemeinsam mit dem Ozellarnerven ab, trennt sich von diesem in der Pars intercerebralis und wendet sich dann im Bogen an die Vorderfläche des Gehirns. Hier steigt es abwärts und nähert sich immer mehr dem der Gegenseite, bis median vor dem Querstück der Stiele die Kreuzung erfolgt. Vorher nimmt es noch einen von seitwärts aus dem Opticus kommenden Strang in sich auf. Nach der Kreuzung geht der Strang noch abwärts bis in den medianen Proto-

cerebralwulst, wo er scharf nach außen umbiegt und in die Schlundkommissur übergeht. Bemerkenswert ist, daß ein Teil der Fasern unter den Glomerulen des Olfactorius nach außen umbiegend direkt in den motorischen Nerv der Antenne übergeht. Es ist demnach eine direkte motorische Einwirkung auf die Antenne von den optischen Zentren aus möglich. Dies bildet ein Analogon zu den von Bethe (1895, p. 619) bei Carcinus Maenas gemachten Beobachtungen, daß durch Reizung des Opticus auch die Antennen in Bewegung gesetzt werden können. Außer diesen zur Brücke führenden Faserbündeln steigt noch ein zweites Paar aus der Schlundkommissur durch den medianen Protocerebralwulst bis zur Kreuzungsstelle vor dem Zentralkörper, wo es jedoch nach hinten umbiegt und sich über dem Zentralkörper ausbreitet. Wir haben es hier zweifellos mit der Verbindung des Zentralkörpers mit den motorischen Zentren des Unterschlundganglions und des Bauchmarks zu tun.

Kommen wir tiefer, so gehen zwischen den rückläufigen Stielen und den Pilzstielen zahlreiche Querfaserbündel durch. Sie verbinden vor allem das optische Ganglion mit der Brücke, dem Zentralkörper und dem optischen Ganglion der gegenüberliegenden Seite. Ferner verbindet ein sich oben an die Becher anlegendes Bündel, das Dendriten in die Becherglomerulen entsendet, das Ganglion opticum mit den pilzförmigen Körpern (vgl. Textfig. 12, Neuron 15). Diese ganze Faserlage könnte man optische Verbindungsfasermasse nennen. Unter bzw. hinter ihr liegt dann die antennale Verbindungsfasermasse. Sie greift ins Protocerebrum über, vorzüglich mit zwei Strängen: dem Riechstrang, der von den Olfactoriusglomerulen und der parosmetischen Riechmasse aufsteigend sich dem Zentralkörper seitlich anlegend zu den Becherglomerulen sich wendet. Seine Zellen gehören größtenteils der Pars intercerebralis anterior an, die Dendriten endigen in den Bechern, die Neuriten im Antennalganglion. Bei einem Teil der Fasern ist es auch umgekehrt; ihre Zellen liegen dann im Deuterocerebrum. Diese Neurone vermochte Kenyon bei der Biene zu verfolgen (vgl. Textfig. 12, Neuron 16 u. 17; ferner bei Jonescu Textfig. 1). Ein zweiter Strang deuterocerebralen Ursprungs drängt sich zwischen dem rückläufigen Stiel und dem Pilzstiel kurz vor ihrer Vereinigung durch und zieht zum Zentralkörper. Seine Zellen liegen im Deuterocerebrum, der Dendrit geht in den Zentralkörper, der Neurit in die Glomerulen des gegenüberliegenden Antennalganglions.

Endlich wäre noch als wichtiger protocerebraler Nervenstrang die Verbindung der pilzförmigen Körper mit dem Zentralkörper zu erwähnen. Die Fasern treten hinten zwischen den beiden Bechern aus der Glomerulenmasse aus und wenden sich median im Bogen nach unten zum Zentralkörper. Die zugehörigen Zellen konnte ich nicht sicher feststellen. Da aber der Strang am Zentralkörper einen kontinuierlichen Verlauf zeigt, wie die anderen zum Zentralkörper tretenden Stränge, ist es wahrscheinlich, daß er wie diese aus lateral gelegenen Zellen entspringt.

2. Das Deuterocerebrum (Deuterencephalon) und die Antennennerven.

Das Deuterocerebrum (Deutocerebrum, Viallanes; Deuterencephalon, Bütschli)[1]) ist die nervöse Sphäre der Antenne und gibt sich äußerlich deutlich durch einen jederseitigen Lobus olfactorius zu erkennen (Textfig. 1 u. 3). Aus ihm entspringen nach Viallanes die sensiblen und motorischen Nerven der Antenne sowie die Verbindungsnerven zu den Darmganglien. Schon Viallanes unterschied zwei Massen: lobe olfactiv und lobe dorsale. Die Zweiteilung läßt sich bei fast allen untersuchten Insekten durchführen. Kühnle (1913) hat den lobe dorsale als parosmetische Masse oder Nebenriechmasse bezeichnet, da er bei Forficula keine dorsale Lagerung hat. Bei Periplaneta ist diese Masse verhältnismäßig unbedeutend. Die letzten Reste sind auf Fig. F_2 sichtbar. Außerdem rechne ich die Antennalkommissur (die Kommissur der Riechlappen) zum Deuterocerebrum (Deuterocerebralkommissur).

Lobus olfactorius und sensibler Antennenerv.

Unter den Autoren finden sich verschiedene Angaben darüber, ob der sensible Antennalnerv einfach oder doppelt ist. Viallanes erwähnt bei Vespa und Oedipoda nur einen sensiblen Nerven, ebenso Kenyon (1895) bei der Biene. Jonescu (1909, p. 153) jedoch findet bei Apis „zwei dicke, vollständig individualisierte Nerven, einen Nervus antennalis superior und einen Nervus antennalis inferior." Dasselbe findet Janet bei der Ameise, was Pietschker bestätigt. Böttger (1910, p. 834) unterscheidet bei Lepisma im Lobus olfactorius zwei Bündel, die aber einen gemeinsamen Riechnerven bilden.

1) Um die vox hybrida zu vermeiden, wird neuerdings vielfach das Wort Deuterencephalon vorgezogen, die Vorarbeiten benutzen jedoch durchgehends den Ausdruck Deut(er)ocerebrum, der sich daher allgemein eingebürgert hat.

Die Teilung gewinnt erst Bedeutung durch den Versuch einer verschiedenen funktionellen Deutung. PIETSCHKER (p. 16) hält den einen Nerven (Nervus antennalis inferior) für den Geruchsnerven; über die Funktion des anderen ist er nicht sicher. Diese funktionelle Trennung ist plausibel, da nach seinen Angaben bei Camponotus das eine Bündel im Lobus olfactorius, das andere im Lobus dorsalis endet. JONESCU läßt aber bei Apis beide Bündel in den Glomerulen des Olfactorius enden, wodurch gleiche Funktion nahegelegt wird. Jedoch das Vorhandensein zweier getrennter Nerven und einer gewissen Teilung der Glomerulenmasse läßt auch ihn doppelte Funktion annehmen (p. 167). Den besten Aufschluß über die Bedeutung der beiden Nerven würde Untersuchung der Sinnesorgane der Antenne verbunden mit Versuchen geben.

Schon zahlreiche ältere Versuche, die KOLBE (1893, p. 430 ff.) zusammengestellt hat, haben gezeigt, daß die Antenne der hauptsächlichste Sitz des Geruchsvermögens der Insekten ist. GRABER (1887) hat speziell bei Periplaneta nachgewiesen, daß sie ein Geruchsvermögen besitzt, dessen Sitz die Antennen sind. VOM RATH (1888) findet ebenso wie KRÄPELIN (1883) bei Periplaneta „auf der Fläche stehende Sinneskegel und keine Chitingruben" vor. In seiner Fig. 11 hat VOM RATH einen solchen abgebildet. Im allgemeinen nimmt er Geruchsfunktion nur für die in Chitingruben sitzenden Kegel an. Ob den Sinneshaaren außer der Tastfunktion noch eine andere Fähigkeit (Geruch) zukommt, läßt er unentschieden.

Ich finde auf der Antenne von Periplaneta dreierlei Haare: derbe, gefärbte, auf einer Pore sitzende Haare, die an der Spitze jedes Fühlergliedes mit Ausnahme des ersten ringförmig angeordnet sind; kleinere, ebenfalls gefärbte, auf der Fläche sitzende Haare über die ganze Antenne verteilt; kleine, blasse, zwischen den übrigen verteilte Haare, die sich meist durch einen auffallenden Knick auszeichnen, so daß ihr vorderer Teil parallel der Antenne verläuft. Gleichmäßig gebogene Haare sind ja häufig, aber Abbildungen eines so geknickten Haares konnte ich nirgends finden. Diese letztere kleine Art ist zwischen den derben Haaren so verteilt, daß sie vor direkter Berührung geschützt ist. Daher nehme ich nach dem Vorgang NAGELS bei Forficula (1894; referiert bei RÖHLER 1905, p. 25) auch für Periplaneta an, daß diese „kurzen, blassen Haare als Riechorgane zu deuten sind". Meine später erwähnten biologischen Beobachtungen lassen mir eine gemeinsame Tast- und Riechfunktion der Antenne der Küchenschabe als zweifellos erscheinen. Außerdem ist auch bekannt und habe ich selbst häufig beobachtet, daß die Küchenschabe sich nach dem Wetter richtet, d. h. ein Gefühl für den Feuchtigkeitsgehalt der Luft hat [1]). Es ist daher neben den anderen vielleicht auch die alte Annahme LEHMANNS, daß die Antennen „Luftprüfer" sind, berechtigt. Jedoch kann ich eine funktionelle Trennung der

1) Bei feuchter Luft kommen sie aus ihren Schlupfwinkeln hervor, an trockenen Tagen bemerkt man sie nicht.

beiden sensiblen Antennennerven nicht annehmen, da ihr Verlauf weder in der Antenne, noch im Olfactorius dafür spricht.

Die sensiblen Antennennerven von Periplaneta bilden in der Antennengeißel zwei gesonderte peripher einander gegenüberliegende Bündel. Beim Eintritt in das erste Antennalglied (Schaft) nähern sie sich median und verlaufen in ihm nebeneinanderliegend (Textfig. 8). An der Ursprungsstelle der Antenne vereinigen sie sich zu einem Bündel, so daß in Querschnitten keine Trennung mehr möglich ist. Während des darauffolgenden Übergangs in den Lobus olfactorius findet eine teilweise Kreuzung der Fasern statt (Fig. F_1). Die Glomerulen des Olfactoriusganglion lassen zwar eine Trennung in zwei Lager zu (Fig. S_1 F_1), wie es JONESCU bei Apis durchgeführt hat (p. 156), jedoch läßt sich nicht nachweisen, daß die beiden Lager den beiden sensiblen Antennennervenbündeln entsprechen. Für die bei allen untersuchten Insekten gefundenen Glomerulen des Deuterocerebrums wurde von jeher, besonders aber von BELLONCI (1881—83) auf Grund ihrer auffallenden strukturellen Ähnlichkeit mit den Riechzentren der Wirbeltiere, die Riechfunktion in Anspruch genommen. Der zweite kleinere Teil des Deuterocerebrums, der VIALLANESsche Lobus dorsalis wurde von KÜHNLE (1913) als Nebenriechmasse oder parosmetische Masse bezeichnet und ebenfalls mit dem Geruchsvermögen in Beziehung gebracht. Wenn ich auch diese Namen beibehalte, möchte ich doch diesen Zentren nicht ausschließliche Riechfunktion zuschreiben; der von HALLER benutzte Ausdruck Antennalganglion ist vorsichtiger, aber nicht bestimmt genug.

Über die Lagerung der Glomerulen des Olfactorius wird von verschiedenen Insekten angegeben, daß sie peripher um eine Faserkugel liegen; HALLER nennt dies kortikale Anordnung. Bei Periplaneta ist es jedoch nicht auffallend, man könnte eher zwei übereinandergelagerte Kugeln unterscheiden, die gegeneinander etwas abgeplattet sind. In den meisten Schnitten erscheinen die Glomerulen gleichmäßig verteilt (Fig. F_1, F_2, S_1). Sie sind kugelig bis eiförmig, die längere Achse dem Antennalnerv zugewandt (Fig. F_1). Zwischen ihnen verteilen sich die beinah von allen Seiten eintretenden Nervenfasern (Fig. F_1, F_2). Die einzelnen Glomerulen erscheinen häufig, besonders in Sagittalschnitten wieder in einzelne Teile geteilt (Fig. S_1). Die Struktur erschien allen Autoren fein netzförmig und auch KENYON, der die besten Imprägnationserfolge gehabt hat, bildet sie als ein Gewirr sich

verästelnder Endbäumchen ab. Zahlreiche Fasern treten in eine Glomerule ein: vor allem splittern sich die Fasern aus dem Antennalnerven in ihnen auf; ferner die Dendriten umliegender Zellen; schließlich Neuriten aus anderen Gehirngegenden.

Das Olfactoriusganglion ist fast rundum von Zellen umgeben, jedoch sind dieselben an verschiedenen Stellen zu Polstern verdichtet. Wir können vor allem unterscheiden ein dorsales Polster (Fig. F_1), das die Grenze gegen das Protocerebrum bildet, ein mediales, das sich an die Darmdurchtrittsstelle anlagert und ein ventrales, das gegen das Tritocerebrum abgrenzt (Fig. F_2). Die dorsalen Zellen sind von mittlerer bis erheblicher Größe und zeigen sehr schöne Einströmungen in die Glomerulenmasse (Fig. F_1). Ihre Fasern lassen sich teilweise in die Antennal- oder Deutocerebralkommissur verfolgen, nachdem sie vermutlich ihre Dendriten in die Glomerulen entsandt haben. Aus dem dorsalen und lateralen Zellenbelag entspringt die Kommissur zum Zentralkörper, deren Endbäumchen in den Glomerulen der gegenüberliegenden Seite zu suchen sind (Fig. F_2). Die medianen Zellen gehören teils zum Riechstrang (Fig. F_2), teils zur Deuterocerebralkommissur (Fig. F_1). Alle diese Zellgruppen verbinden durch ihre Achsenfäden, die sich zu Bündeln sammeln, das Olfactoriusganglion mit dem der anderen Hemisphäre oder mit anderen Teilen des Gehirns. Nur eine ventral gelegene Zellgruppe mittlerer Größe, die sich durch dunklere Färbung ihrer Fasern auszeichnet, gibt dem motorischen Antennennerv Ursprung (Fig. F_2, *m.A.*).

Die auffallendste Faserverbindung des Lobus olfactorius ist der Riechstrang. Seine Zellen liegen teils in der Pars intercerebralis anterior, teils an der medianen Wand des Lobus olfactorius. Entsprechend sind die Dendriten teils in den Becherglomerulen, teils in den Glomerulen des Olfactorius zu suchen (Textfig. 12, Neuron 16 u. 17). Eine genaue Verfolgung dieser Fasern mit Hilfe der Imprägnationsmethoden ist Kenyon gelungen. Ich verweise auf seine Taf. XVII (teilweise wiedergegeben bei Jonescu, p. 116 oder H. E. Ziegler, p. 434). In der Nähe des Zentralkörpers zweigt ein Teil des Riechstrangs medianwärts ab, zieht hinter dem Zentralkörper durch, legt sich den hintersten Zellen der Pilze ventral an und endigt im Ganglion opticum der gegenüberliegenden Seite. Ein dritter Teil wendet sich unterhalb des Zentralkörpers in lateraler Richtung vom Riechstrang ab (Taf. IV, Fig. F_2, vgl. K. Kühnle 1913).

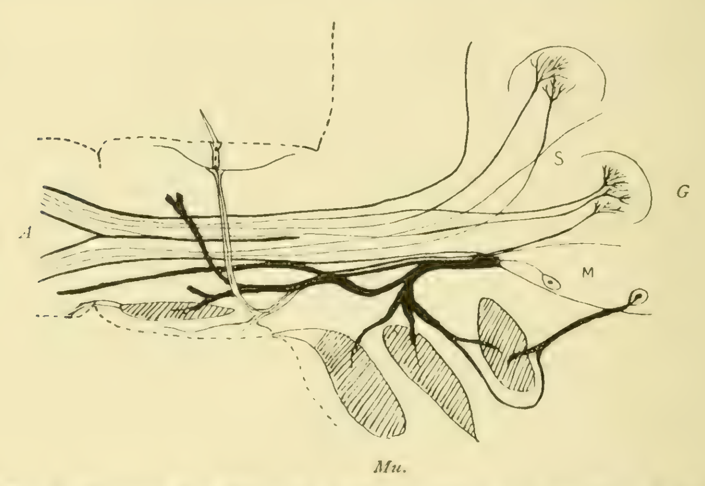
Motorische Antennennerven.

JANET (1894) ist der erste, der bei Myrmica rubra zwei motorische Antennalnerven unterscheidet; der eine geht zu den Muskeln des Basalgliedes, der andere zu den Muskeln der übrigen Glieder der Antenne. Ersterer heißt der äußere, letzterer der innere motorische Nerv der Antenne. KENYON (1896) findet bei Apis dasselbe. Nach JONESCU (1909) jedoch teilt sich hier der innere motorische Nerv sofort in zwei Teile. Da er aber in der Antenne selbst diese Teile nicht mehr vorfindet, glaubt er, daß sie sich mit den beiden sensiblen Nerven vereinigen.

Was Periplaneta betrifft, so machen FLÖGEL und HOFER keine Angaben über diesen Punkt. NEWTON zeichnet an der richtigen Stelle einen Nerven, den er „zu den Antennenmuskeln verfolgte, die im Kopfe gerade an der Basis der Antenne sich befinden“. HALLER (1905) hat in seiner Übersichtsabbildung (p. 209) nichts von dem motorischen Nerven, d. h. er hat den an der betreffenden Stelle gezeichneten Nerven als Tritocerebralnerv gedeutet, der nach seiner Berichtigung (1907) sich unter dem Ocellus ausbreitet. Dies soll für Blatta gelten, wogegen bei Periplaneta dieser Tritocerebralnerv mit dem Labralverven gemeinsam abgehen und ebenfalls unter dem Ocellus sich verästeln soll. Die Fig. 3 seiner zweiten Arbeit (1907) läßt mir keinen Zweifel, daß hier eine Verwechslung mit dem Nerv zum Frontalganglion vorliegt. In der ersten Arbeit (1905) ist dann unter dem Namen Tritocerebralnerv der motorische Antennennerv beschrieben, der allerdings „in der Nähe des Ocellus sich verästelt“, nämlich zwecks Innervation der dort gelegenen Antennenmuskeln. Ich halte es für zwecklos, der durch HALLERs Homologisierung dieser Nerven mit denen anderer Insekten und Myriopoden entstandenen Verwirrung hier weiter nachzugehen.

Ich habe bei Periplaneta die motorischen Antennalnerven verfolgt und ziemlich komplizierte Verhältnisse vorgefunden. In meiner Rekonstruktionsabbildung (Textfig. 1 u. 3) habe ich e i n e n Nerven gezeichnet. Dieser tritt etwa an der Stelle aus dem Gehirn aus, wo auf Sagittalschnitten das Opticus- und Olfactoriusganglion sich trennen. Er lehnt sich zuerst lateral eng an den noch einheitlichen sensiblen Antennennerven an. Vor allem ist zu sagen, daß er nicht als rein motorischer, sondern als gemischter Nerv vom Gehirn abgeht. Die motorischen Fasern sind sehr derb und lassen sich annähernd zählen (gegen 30); die sensiblen Fasern sind viel zarter, ganz wie die des großen sensiblen Antennennerven. Bald trennt sich ein Teil der motorischen Fasern (ca. 10) ab und wir haben jetzt zwei Nerven, den äußeren rein motorischen Antennalnerven und den inneren motorischen, der mit einigen sensiblen Fasern eine gemeinsame Neurilemmhülle besitzt. Der letztere Nerv bleibt in nächster Nähe des noch un-

geteilten großen sensiblen Antennalnerven (Textfig. 8). Rücken wir noch etwas weiter hinaus, so spaltet der äußere motorische Nerv einige Fasern ab, die sich in die umliegenden, noch im Kopfe befindlichen Antennalmuskeln verteilen. Einer dieser Muskeln, der direkt unter der Stirnfläche liegt, wird doppelt innerviert, einmal von den eben erwähnten Fasern und dann von einem motorischen Nerven, der als zweiter, ungemein feiner Strang etwas tiefer als der seither beschriebene einzeln vom Gehirn abgeht (Textfig. 8, in dem Rekonstruktionsbild (Textfig. 1 u. 3) nicht extra gezeichnet). In nächster Nähe der Antennenursprungsstelle rücken



Textfig. 8. Schema des Verlaufes der motorischen und sensiblen Antennalnerven in der Gegend der Antennenbasis. Motorische Nerven schwarz, sensible Nerven mit eingezeichneten Fasern *(S)*, Muskeln schraffiert, Umrisse der Antenne gestrichelt. Die Zellen befinden sich im motorischen Zentrum *(M)*, die Endbäumchen in den Glomerulen des Olfactoriusganglions *(G)*.

die beiden Nerven wieder zusammen bis zur Berührung, wobei der sensible Teil des inneren Nerven zum äußeren übertritt (Textfig. 8). Der äußere motorische Nerv der Antenne besteht dann aus etwa sechs motorischen Fasern und dem sensiblen Teil, der innere Nerv enthält etwa 20 motorische Fasern. Der äußere Teil spaltet sich nun von neuem, wobei die sensiblen Fasern in den peripheren Teil rücken, die motorischen Fasern teilen sich hälftig. Kurz darauf trennt sich die Antenne ab und sogleich treten die sensiblen Fasern an zwei einander gegenüberliegenden Stellen zur Peripherie, wo sie sich in Sinnesepithelien mit Sinneshaaren auflösen (Textfig. 8). Es zeigt sich also, daß dieser sensible Teil das Basalglied der Antenne versorgt. Von den beiden gerade

an dieser Stelle sich trennenden großen sensiblen Antennennerven gibt im Basalglied noch keiner Fasern an die Peripherie ab. Die Fasern der beiden noch vorhandenen Teile des äußeren motorischen Nerven verteilen sich in die Muskeln im Basalglied. Der innere motorische Nerv bleibt in diesem Glied ungeteilt. Wir haben gesehen, daß das erste Glied der Antenne (Schaft) eine Ausnahmestellung einnimmt. Auch bei äußerer Betrachtung findet man nicht wie bei den anderen Gliedern an der vorderen Grenze eine ringförmige Anhäufung von Sinneshaaren, vielmehr befindet sich in der Nähe der Ursprungsstelle jederseits eine plattenförmige Anhäufung (entsprechend der Innervation, Textfig. 8). Die Innervation geschieht für das gesamte Glied durch besonders vom Gehirn abgehende motorische und sensible Fasern.

Nach dem Eintritt ins Gehirn gehen die starken motorischen Fasern direkt zu den ventral der Glomerulenmasse gelegenen Zellen. Diese Zellen sind mittlerer Größe und zeichnen sich ebenso, wie die zugehörigen Fasern durch intensive Färbung mit Anilinblau aus (Fig. F_2, *Mz*). Diese Zellmasse gibt einen wohl als Dendriten der motorischen Fasern aufzufassenden Strang ab, der dorsal- und medianwärts zieht. Seine Fasern lassen sich in vier Richtungen verfolgen: erstens zur parosmetischen (Riech)masse (Lobus dorsalis), zweitens zum Olfactorius der anderen Hemisphäre (Textfig. 11, Neuron 12), drittens zur Brücke unter medianer Faserkreuzung, viertens zum Lobus opticus derselben Seite (Textfig. 11, Neuron 14).

Die Dorsalmasse (Parosmetische Masse) und die Antennalkommissur.

Zwischen der Glomerulenmasse des Lobus olfactorius und den Stielen der pilzförmigen Körper wird bei den meisten Insekten eine kleinere, fein strukturierte Masse beschrieben, die Viallanes Lobus dorsalis des Deuterocerebrums genannt hat. Kühnle (1913) hat ihrer eigentümlichen Lage bei Forficula halber diesen Namen durch Nebenriechmasse oder parosmetische Masse ersetzt. Sie ist bei Periplaneta verhältnismäßig recht unbedeutend, weshalb sie auch von keinem der früheren Autoren erwähnt wurde. Sie besitzt hier eine trommelförmige Gestalt, erscheint in Frontalschnitten kreisrund (Fig. F_2, neben *Tr*). In ihr lösen sich Fasern aller Richtungen auf; aus der Glomerulenmasse, der Antennalkommissur, dem motorischen Antennennerven und dem Zentralkörper. Die

engsten Beziehungen besitzt sie zur Glomerulenmasse des Olfactoriusganglions, indem sie eine Art Anhang derselben bildet (Stiel nach PIETSCHKER). Deshalb und wegen ihres auffallenden Zusammenhangs mit dem motorischen Antennalnerven wird sie mit Recht zum Deuterocerebrum gerechnet. Es scheint, daß sie bei höherer Entwicklung des Gehirns ähnlich wie der Zentralkörper an Bedeutung verliert.

Die Antennalkommissur (Deuterocerebralkommissur, Ventralkommissur HALLER) verbindet den Lobus olfactorius mit dem der Gegenseite (Fig. $S_2 S_3$, Dk). Ihre Zellen liegen medianwärts am Schlund oder dorsal über den Glomerulen, in welche sie vermutlich ihre Dendriten entsenden; die Neuriten enden in den Glomerulen der anderen Hemisphäre. Wichtiger sind jedoch die etwas höher verlaufenden kommissuralen Fasern, die ihre Dendriten in den Zentralkörper entsenden (Textfig. 11, Neuron 9 u. 11).

Der Verbindungsnerv zu den Darmganglien und der Tegumentalnerv.

Hinter dem Gehirn liegen rechts und links von Nervus recurrens zwei Paar Darmganglien (Gangli esofagei, BERLESE), die zum paarigen Eingeweidenervensystem gehören. Auf ihre Form und Lage brauche ich nicht einzugehen, da ich hier nur die Angaben HOFERS (1887) bestätigen kann (Textfig. 13). Das vordere Darmganglienpaar tritt jederseits nahe der Medianebene durch einen zarten Nerven mit dem Gehirn in Verbindung. Diesen Nerven hat HOFER in seiner Fig. 16 ganz richtig wiedergegeben. Er zeichnet sich durch Grobfaserigkeit und dunkle Färbung aus. Er begibt sich nach seinem Eintritt ins Gehirn nach vorn, wo er sich den aus der Schlundkommissur und dem motorischen Antennennerv kommenden Fasern beigesellt, um mit ihnen gemeinsam an der Vorderfäche des Gehirns emporzusteigen (Fig. S_3). VIALLANES (1887, p. 72) rechnet diese Nerven (Nervi pharyngeales, HEYMONS 1899) zum Deuterocerebrum, da er bei Oedipoda eine deutliche Beziehung zum Lobus dorsalis fand; jedoch betont er, daß eine scharfe Abgrenzung vom Protocerebrum nicht möglich sei. JANET belegt sie mit dem Namen postcerebrale sympathische Nerven, was PIETSCHKER übernimmt.

Etwas mehr lateral als diese Nerven entspringt noch ein sehr feines Nervenpaar aus dem Deuterocerebrum, die Tegumental- oder Scheitelnerven. Sie ziehen hinter dem Gehirn beinahe senk-

recht nach aufwärts (nicht lateralwärts wie bei Dytiscus nach Holste 1910, p. 426) und verästeln sich unter der Hypodermis des Scheitels. Sie tragen rein sensiblen Charakter. Erwähnt werden sie von Berlese, von Viallanes (Oedipoda) und Holste 1910 (Dytiscus).

3. Das Tritocerebrum und der Labrofrontalnerv.

Mit Ausnahme von Janet (1905) und Haller (1905) sind alle Autoren darin dem Vorgang von Viallanes gefolgt, daß sie den durch Abgang des Labrofrontalnerven charakterisierten Gehirnabschnitt als Tritocerebrum bezeichnen und als drittes Segment zum Oberschlundganglion rechnen. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß die Tritocerebralkommissur wie eine Schlundkommissur den Darm umgreift (Annulus oesophagus). Wir halten uns zunächst an die Einteilung von Viallanes, in die sich das Periplaneta-Gehirn so schön einfügen läßt (vgl. Textfig. 1 u. 3).

Janet (1905) bestreitet aus theoretischen und ontogenetischen Gründen (präantennale Anlage des Labrums; näheres bei Böttger 1910, p. 837) die tritocerebrale Natur des Labrofrontalnerven und rechnet ihn zum Protocerebrum. Als Tritocerebralnerv deutet er einen unbedeutenden Nerv, der den Musculus dilatator inferior pharyngis innerviert. Jonescu (1909) spricht sich gegen die Ansicht Janets aus, Pietschker (1910) nimmt keinen bestimmten Standpunkt ein.

Unter dem Namen Labrofrontalnerv sind zwei Nerven zusammengefaßt, der Nerv zur Oberlippe (Nervus labralis) und der Nerv zum Frontalganglion (Nervus frontalis); vgl. Fig. S_1, *Lr*, *n.F.* Der obere Nerv steigt steil aufwärts, gegen die Stirnwand, biegt dann medianwärts um und trifft median mit dem entsprechenden Nerv der Gegenseite zusammen im Frontalganglion, das sich rückwärts in den Nervus recurrens fortsetzt (Fig. S_3, *G.f.*). Der untere Nerv, der Labralnerv, steigt schief nach vorwärts und aufwärts und gabelt sich bald in zwei Teile (Textfig. 1 u. 3). Der obere Teil teilt sich noch mehrmals und innerviert die Hypodermis des Kopfschildes in der Gegend der Oberlippe. Der untere Teil tritt in die Oberlippe ein. Beide Teile sind vollkommen sensibel. Da ich beim Verfolgen sämtlicher Verzweigungen keine motorische Faser vorfand, wäre also der sogenannte Labralnerv genauer als sensibler Labralnerv zu bezeichnen. Die gesamte Muskulatur der Ober-

lippe wird vom Frontalganglion aus innerviert (motorische Labralnerven, vgl. p. 321).

Eine ausführliche Vergleichung der Gestalt und Lage des Tritocerebrums bei den Arthropoden hat Kühnle (1913) gegeben. Ich sehe daher vom Vergleich ab und beschränke mich auf die Angabe, daß das Tritocerebrum bei Periplaneta verhältnismäßig groß und schön ausgebildet ist (Textfig. 1 und 3), auf beiden Seiten des Ösophagus sich der Schlundkommissur vorn anlagert und durch zwei unterhalb des Darms verlaufende Kommissuren verbunden ist.

Der innere Bau zeigt zwei Teile, einen größeren von kleinen Glomerulen (Neuropil, Punktsubstanz) gebildeten (Fig. S_2, S_1, T) und einen kleineren dorsal davon gelagerten, aus Zellen bestehenden Teil. Ventral befinden sich noch wenige Zellen, die zur Kommissur gehören. Die Fasern des sensiblen Labralnerven splittern sich in der Glomerulenmasse auf (Fig. S_1). Der Frontalnerv dient außer zur Verbindung des Gehirns mit dem Eingeweidenervensystem zweifellos noch mittelbar als motorischer Labralnerv. Ob nun die hierzu bestimmten Fasern das Frontalganglion durchquerend direkt zur Muskulatur gehen oder ob eine Zelle des Frontalganglions eingeschaltet ist, vermochte ich nicht festzustellen. Die Zellen des Frontalnerven liegen größtenteils im Tritocerebrum in den entsprechend seiner Einmündung dorsal und medianwärts gelegenen Zellen (Fig. S_1). Die Dendriten sind im Neuropil des Tritocerebrums zu suchen. Letzteres zeigt außerdem Faserverbindungen zum Unterschlundganglion (Fig. S_2) und zum Deuterocerebrum. Ventral entspringt jederseits medianwärts die erste Kommissur, die ich als analog der bei anderen Insekten beschriebenen Tritocerebralkommissur ansehe (Textfig. 1). Sie ist ein meist dünner Nerv, der nahe an der oberen Grenze des Unterschlundganglions zieht, stellenweise durch einen Muskel von ihm getrennt. Diese Kommissur ist bei ihrem Abgang ein gemischter Nerv, da sie von jeder Seite her bis nahe zur Medianebene motorische Fasern zur umliegenden Ösophagusmuskulatur führt (Musc. dilatator inferior pharyngis). Diese beiden motorischen Nerven sind nach Jonescu bei Apis zu einem verschmolzen. Janet (1905) hat den gleichen Nerven bei Myrmica gefunden und zum Tritocerebralnerven erhoben, da er, wie gesagt, den Labrofrontalnerv zum Protocerebrum rechnet. Abgesehen von diesen motorischen Fasern dürfte die Kommissur denselben Neuronenverlauf aufweisen, wie die übrigen Kommissuren: die Dend-

riten im Neuropil der Seite, wo die Zelle liegt, die Endbäumchen der Neuriten im Neuropil der Gegenseite. Die Dicke der Kommissur ist erheblichen individuellen Schwankungen ausgesetzt. Manchmal ist sie unbedeutender als die zweite Tritocerebralkommissur. Diese liegt etwas tiefer direkt dem Unterschlundganglion an, geht seitwärts nach oben, sich den Schlundkonnektiven anlehnend, bis ins Tritocerebrum. In der Literatur über Periplaneta fand ich keine Erwähnung dieser zweiten Kommissur.

Zur Physiologie des Oberschlundganglions.

Meine Untersuchungen führten mich unter Anlehnung an die Neuronenbilder Kenyons zu Anschauungen über die Funktion des Oberschlundganglions der Insekten, insbesondere des Zentralkörpers und der pilzförmigen Körper, die ich im folgenden Abschnitt darlegen will.

Die auffallendsten Gebilde der Gehirne höherer Insekten, die pilzförmigen Körper, gaben zuerst zu theoretischen Betrachtungen Anlaß (vgl. v. Alten, 1910, p. 515—518). Dujardin, ihr Entdecker, sprach sie sogleich als „Organe der Intelligenz“ an, weil er ihren gewundenen Bau mit den Windungen des Großhirns der Wirbeltiere verglich. Forel und Flögel gaben durch vergleichend-anatomische Untersuchungen dieser Hypothese eine bessere Grundlage. Jonescu (1909) und Pietschker (1910) zeigten an den drei Formen der Bienen und Ameisen, daß die pilzförmigen Körper nicht ausschließlich Organe der Intelligenz, sondern auch der Sitz komplizierter Instinkte sind. Allerdings stehen diejenigen Insekten, welche hochentwickelte Pilze haben, unzweifelhaft in den geistigen Fähigkeiten am höchsten, so daß die Theorie von Dujardin doch eine gewisse Berechtigung behält. Ich verweise auf die Vergleichung der Insektengehirne, welche Prof. H. E. Ziegler auf der Zoologenversammlung in Basel vorgetragen und vor kurzem veröffentlicht hat (1912).

Kenyon (1896) hat bei der Biene den Verlauf der Neurone der pilzförmigen Körper erkannt. Die Becherzellen, „intellectiv cells“, senden ihre Dendriten in die Wand der Becher und ihre Neuriten in den Stiel, wo sie sich dichotomisch in das Querstück (Balken) und den rückläufigen Stiel verästeln (vgl. Textfigur 12, Neuron 20). Sein Schema dieser Neurone hat v. Alten (1910, p. 516) wiedergegeben. Ein Teil von Kenyons Figur, die außer diesen Neuronen noch den Riechstrang wiedergibt, ist bei

Jonescu (1909, p. 116) oder bei H. E. Ziegler (1912, p. 434) oder im Handbuch d. Entom. (1912, p. 118) zu finden. Am eingehendsten ist seine Bestimmung der Neurone im Lobus opticus (besser als die Figur von Jonescu 1909, p. 119 ist die von Bauer 1904, p. 129). — Kenyon betrachtet die unipolaren Ganglienzellen als die typischen Zellen des Bienen- und wohl allgemein des Arthropodengehirns. Er unterscheidet sechs Modifikationen: 1. Sensible Elemente (sensory fibers), 2. Verbindungselemente (connecting fibers), z. B. Riechstrang, 3. motorische Fasern (efferent fibers), z. B. innerer motorischer Nerv der Antenne, 4. Kommissuralfasern (commissural fibers), 5. Assoziationsfasern (association fibers), 6. die Elemente der pilzförmigen Körper (intellectiv cells).

Diese Einteilung läßt sich aufrecht erhalten, jedoch möchte ich zwischen Verbindungs-, Kommissural- und Assoziationsfasern keinen durchgreifenden Unterschied machen, sondern sie mit Bethe unter dem Namen Assoziationsfasern vereinigen. Bethe (1895 bis 1897) machte eingehende Studien am Zentralnervensystem von Carcinus maenas mit Hilfe der Ehrlichschen Methylenblaufärbung. Er weist ebenfalls den Typus von Neuronen nach, den Kenyon gefunden hat, indem die Dendriten nicht vom Zellkörper selbst ausgehen, sondern auf den Anfangsteil des Fortsatzes gerückt sind. Jede sensible Zelle sendet ein Neuriten, jede motorische Zelle einen Dendriten in das Neuropil (Punktsubstanz, Glomerulensubstanz). So kommt nach Bethe der einfache Reflexbogen im Bauchmark der Arthropoden zustande.

Natürlich mußten auch im Oberschlundganglion, das nach der allgemein gebräuchlichen Anschauung aus drei Ganglienpaaren verschmolzen ist, ursprünglich dieselben einfachen Verhältnisse geherrscht haben. Mit der Ausbildung der vordersten Extremitäten zu reinen Sinnesorganen (Fühler) und der Entwicklung der Schwerkzeuge nahmen auch die zugehörigen Ganglien morphologische Spezialcharaktere an (Bütschli 1912, p. 497 f.). Bei der Verschmelzung des Oberschlundganglions war der Arbeitsteilung innerhalb desselben durch die besondere Ausbildung und Funktion der zugehörigen Segmente der Weg gewiesen. So kam es zur Differenzierung von Sinneszentren, die am Gehirn meist schon äußerlich wahrnehmbar sind (Textfig. 1). Bei den Insekten haben der Lobus opticus und der Lobus olfactorius allgemeine Verbreitung. Die Abgrenzung vom übrigen Gehirn ist um so deutlicher, je größer das entsprechende Zentrum ausgebildet ist. Z. B. ist bei ausgesprochenen Gesichtstieren, den Libellen, der riesig entwickelte

Lobus opticus vom Protocerebrum so stark abgetrennt, daß man die Verbindungsbrücke als Nervus opticus bezeichnet (vgl. FLÖGEL, Fig. 8).

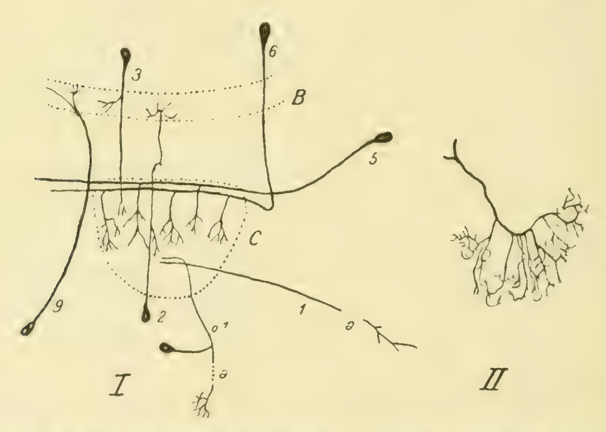
Der Lobus opticus, das Sinneszentrum der Facettenaugen, hat bei den Insekten eine bestimmte Struktur angenommen: er bildet drei Marklager oder Fibrillärmassen, zwischen denen Fasern gewöhnlich unter Kreuzung verlaufen (s. o., p. 287). Das Sinneszentrum der Antenne hat ebenfalls frühzeitig eine bestimmte Ausbildung angenommen durch die charakteristischen Glomerulen, rundlichen Ballen von netzförmiger Struktur, in welchen sich die sensiblen und die Verbindungsfasern aufsplittern.

Ein Zentrum für die Ozellen ist bis jetzt noch nicht sicher nachgewiesen. Ich halte die Brücke für den Ort der Verknüpfung der Eindrücke der Ozellen und der Facettenaugen (s. o., p. 291). Was endlich die schwierige und umstrittene Frage des Tritocerebrums betrifft, so verweise ich hierüber auf die Ausführungen von KÜHNLE (1913). Außer diesen ausgesprochenen Sinneszentren haben sich nun allmählich andere Gebilde in charakteristischer Form abgeschlossen. Der gegebene Ort hierfür war das Protocerebrum (Archencephalon BÜTSCHLI), das durch seine von Anfang an präorale Lage vom Ösophagus unbehindert zu engerem Zusammenschluß der beiden symmetrischen Hälften befähigt war (Textfig. 1 u. 2). Hier tritt auch frühzeitig ein Gebilde auf, das unpaar in der Mitte gelegen und seit FLÖGEL unter dem Namen Zentralkörper bekannt ist.

Das niederste, bisher untersuchte Insekt, Tomocerus flavescens TULLBERG zeigt in dem im übrigen noch recht primitiven Gehirn bereits einen großen, schön ausgebildeten Zentralkörper (vgl. H. E. ZIEGLER 1912, Fig. 3). Die pilzförmigen Körper sind hier erst in ihren primitivsten Anfängen zu konstatieren. Der andere, schon untersuchte Vertreter der Apterygoten, Lepisma saccharina, hat schon etwas besser entwickelte pilzförmige Körper; der Zentralkörper ist sehr gut ausgebildet (vgl. BÖTTGER 1910, Fig. 7 u. 8). Betrachten wir hiergegen das Gehirn der höchststehenden Insekten, z. B. Apis oder Vespa, so zeigt sich, daß im Gegensatz zu der starken Gesamtvergrößerung des Protocerebrums und der riesigen Entfaltung der pilzförmigen Körper der Zentralkörper eher sich verkleinert als vergrößert hat (vgl. v. ALTEN 1910, Fig. 31). Die Ausbildung des Zentralkörpers steht in umgekehrten Verhältnis zu derjenigen der pilzförmigen Körper. Am Schluß meiner Arbeit werde ich eine Tabelle der seither unter-

suchten Insektengehirne in der Reihenfolge der Ausbildung des Zentralkörpers und der Pilze beifügen [1]). Dazu kommt, wie oben ausgeführt wurde, daß der Zentralkörper mit allen Gehirnteilen in Faserverbindung steht und infolge seiner eigentümlichen Struktur zur Aufnahme zahlreicher Dendriten befähigt ist. Die Tatsache der allgemeinen Verbreitung des Zentralkörpers bei den Insekten, seine charakteristische Struktur und Faserverbindung und die vergleichend anatomischen Befunde über seine Ausbildung im Verhältnis zu den pilzförmigen Körpern veranlassen mich zu der Ansicht, daß der Zentralkörper ein primäres Reflexzentrum oder ein Assoziationszentrum erster Stufe darstellt.

Wie man sich die Funktion des Zentralkörpers vorzustellen hat, soll das Schema des Neuronenverlaufs (Textfig. 11) zeigen.

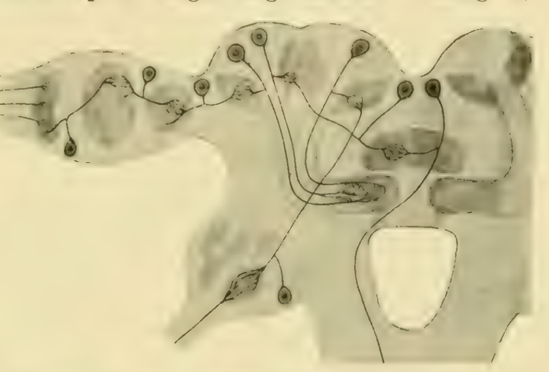


Textfig. 9. Neurone des Zentralkörpers aus dem Gehirn der Biene (nach KENYON). *I:* *C* Zentralkörper, *B* Brücke, *a* verkürzt gezeichnete Neuriten; Neuron *1* endigt im Lobus opticus, Neuron o^1 im Lobus olfactorius. *II:* „Fiber from the antennal region terminating arborescently in the central body."

Der Übersichtlichkeit halber habe ich die Neurone des Oberschlundganglions in zwei Schemata getrennt, wovon das erste die Neurone der Sinneszentren und des Zentralkörpers (Textfig. 11), das zweite die Neurone der pilzförmigen Körper wiedergibt (Textfig. 12).

1) Einen schönen Einblick geben die Photogramme FLÖGELS, Fig. 4: Dytiscus zeigt den größten Zentralkörper und die unentwickelsten Pilze; Fig. 3: Forficula hat ebenfalls schönen Zentralkörper und bereits etwas besser entwickelte Pilze; Fig. 5 u. 12: Cossus hat bereits kleine Becher, der Zentralkörper tritt zurück; Fig. 1 u. 11: Periplaneta nimmt die bekannte Mittelstellung ein; Fig. 2: Formica hat großartige Pilze und den kleinsten Zentralkörper.

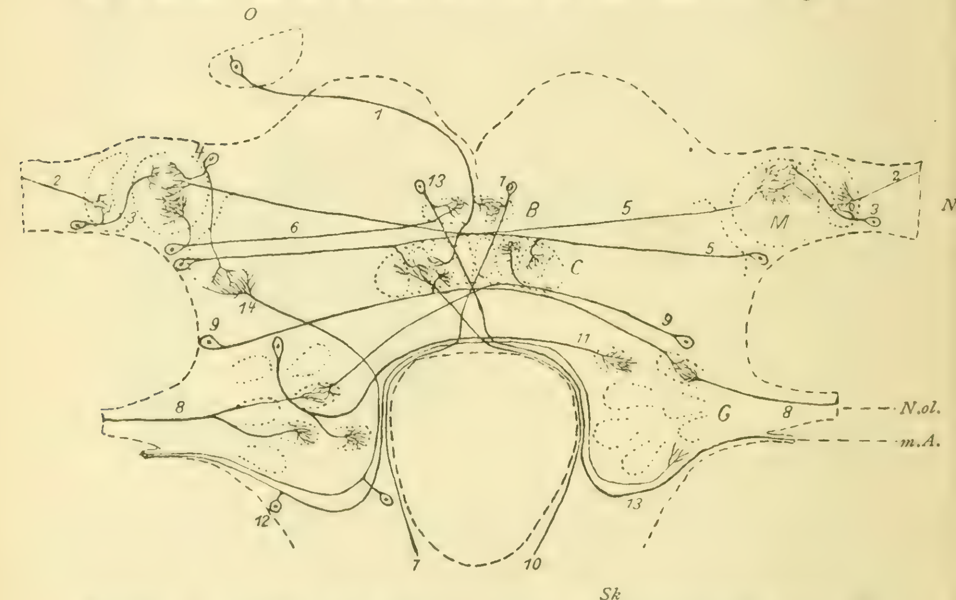
Es sind nur die wichtigsten und sichersten Neurone aufgenommen, die sich im Schnitt durch ganze Faserzüge und deutliche Einströmungen kennzeichnen. Bekanntlich stehen der Verfolgung des einzelnen Neurons große Schwierigkeiten im Wege und so war es bis jetzt nur bei gut abgegrenzten Faserzügen möglich, Neurone vollständig zu verfolgen. Dies gelang KENYON (1895) bei der Biene; die weitaus meisten Neurone vermochte jedoch auch er nur bruchstückweise zu verfolgen. Ich habe mich bei der Auswahl der Neurone für meine Schemata an seine Untersuchungen angelehnt. Textfig. 9, I gibt eine Zusammenstellung der von KENYON verfolgten Neurone des Zentralkörpers. Ich habe seine Arbeit erst in die Hand bekommen, als mir meine Schnitte bereits diese Auffassung des Zentralkörpers aufgedrängt hatten. Textfig. 9, II gibt ein Endbäumchen im Zentralkörper wieder (fiber from the antennal region terminating arborescently in the central body). Sie gibt eine Vorstellung von der komplizierten Verzweigung und der dadurch gegebenen Möglichkeit, mit den verschiedensten Fasern in Verbindung zu treten und Assoziationsbahnen zu bilden.



Textfig. 10. Vereinfachtes Schema des Neuronenverlaufes im Gehirn der Küchenschabe. Nach ZIEGLER. Dient zum leichteren Verständnis der Textfigg. 11 u. 12. Die rückläufigen Stiele sind hier weggelassen.

Eine allgemeine Eigenschaft der Verbindungsfasern ist es, daß sie sich mit Vorliebe kreuzen, so daß meistens der Neurit in die andere Hemisphäre übertritt. Das Neuron 1 der Textfig. 11 überträgt die Sinneseindrücke des Ozellus zur Brücke und zum Zentralkörper. Wahrscheinlich sind zur Verbindung der Brücke mit dem Zentralkörper noch besondere Neurone vorhanden, den Neuronen 2 und 3 KENYONS entsprechend (Textfig. 9). Die Neurone 2, 3 und 4 (Textfig. 11) geben den Weg der Sinneseindrücke des Facettenauges wieder. Diese Neurone vermochte KENYON (1897, Plate IX) sehr schön zu erkennen; besser als die Wiedergabe bei JONESCU (1909, Textfig. 3) ist diejenige von

V. Bauer (1904, Textfig. A). Neuron 5 vermittelt die Erregungen des Ganglion opticum dem Zentralkörper; vgl. das Neuron 1 von Kenyon (Textfig. 9); wahrscheinlich haben auch seine Neurone 5 und 6 ihre Endbäumchen im Ganglion opticum. Neuron 6 zieht vom Opticus zur Brücke, wodurch eine Verknüpfung der Eindrücke der Ozellen und der Facettenaugen ermöglicht wird. Neuron 7 geht von der Brücke durch die Schlundkommissur direkt zu den motorischen Zentren, wodurch eine optische Reflexbahn unter Ausschluß des Zentralkörpers gegeben ist. Neuron 8 bringt die Sinneseindrücke der Antenne zu den Glomerulen des Lobus olfactorius (vgl. die

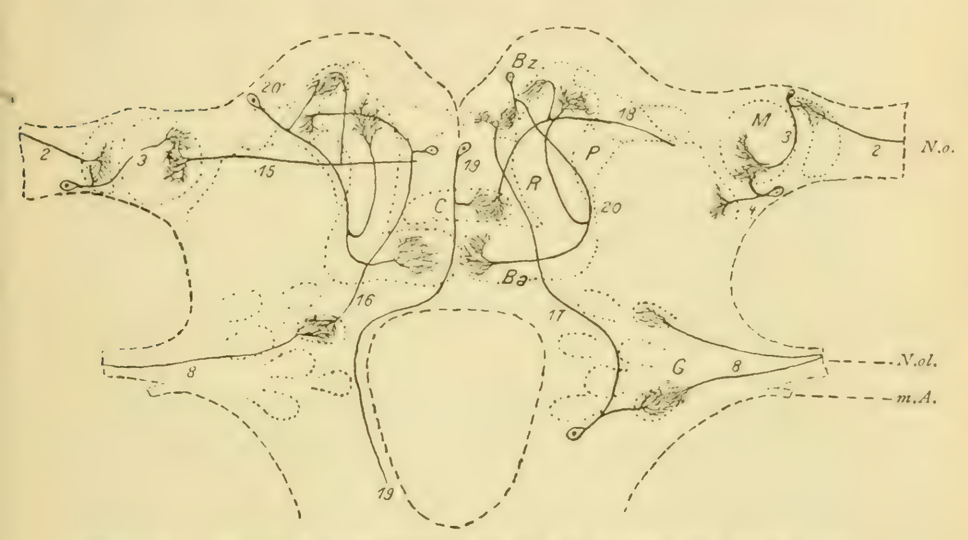


Textfig. 11. Schema des Neuronenverlaufes des Zentralkörpers und der Sinneszentren im Oberschlundganglion von Periplaneta. *C* Zentralkörper, *B* Brücke, *O* Ocellus, *N.o.* Nervus opticus, *M* Marklager des Ganglion opticum, *N.ol.* Nervus olfactorius, *m.A.* motorischer Nerv der Antenne, *G* Glomerulen des Olfactorius, *Sk.* Schlundkommissur. Der Zentralkörper ist schematisch vergrößert.

Kenyonsche Abbildung bei H. E. Ziegler 1912, Fig. 2 oder bei Jonescu 1909, Textfig. 1). Neuron 9 befördert diese Eindrücke zum Zentralkörper; es entspricht dem Kenyonschen Neuron 0_1, dessen Zelle auf derselben Seite liegt (Textfig. 9). Neuron 10 verbindet den Zentralkörper mit den motorischen Zentren des Unterschlundganglions und des Bauchmarks. Neuron 11 ist rein kommissural, es setzt die eine Antenne von Erregungen der anderen „in Kenntnis“ (vgl. Bethe 1895, p. 619). Neuron 12 ist motorisch und sorgt zugleich für die Korrelation der Be-

wegungen der beiden Antennen. Neuron 13 und 14 vermitteln Antennenbewegung auf optische Reize hin.

Dem Zentralkörper als Assoziationszentrum erster Stufe stelle ich im Einklang mit den Anschauungen anderer Autoren die pilzförmigen Körper als Assoziationszentrum zweiter Stufe gegenüber. Sie sind der Sitz der komplizierten Instinkte und der geistigen Fähigkeiten, vor allem des Gedächtnisses. Die hauptsächlichsten Bahnen, die diese Funktion ermöglichen, sind in Textfig. 12 zusammengestellt. Die Neurone 2, 3, 4 und 8 sind die bereits bekannten Bahnen der Sinneszentren.



Textfig. 12. Schema des Neuronenverlaufes der pilzförmigen Körper von Periplaneta. *Bz* Becherzellen, *P* Pilzstiel, *R* rückläufiger Stiel, *Ba* Balken, im übrigen vgl. Textfig. 10 u. 11.

Neuron 15 bringt die Reize aus dem Ganglion opticum zu den Pilzen; die Lage seiner Zelle ist noch unsicher. Neuron 16 u. 17 vermitteln die Erregungen der Antenne den pilzförmigen Körpern; es sind dies die von Kenyon ausführlich beschriebenen Neurone des Riechstrangs (vgl. Handb. d. Entom. 1912, p. 118). Neuron 18 verbindet die Pilze mit dem Zentralkörper und so indirekt durch Vermittlung von Neuron 19 mit dem Unterschlundganglion und dem Bauchmark. Die wichtigsten Gebilde der Pilze sind die von Kenyon beschriebenen Neurone, deren Zellen in großen Massen in und über den Bechern liegen (Becherzellengruppen); sie sind dargestellt durch die Neurone 20 der Textfig. 11 (vgl. H. E. Ziegler 1912, Fig. 2). Sie senden ihre Achsenfäden in die Pilzstiele und

ihre Dendriten in die Becherwand, wo sie sich in den Glomerulen aufsplittern und mit den eben beschriebenen Fasern in Verbindung treten. Die Neuriten sammeln sich zu den Stielen, die sich vereinigen und nach erfolgter Faserkreuzung wieder trennen; der eine Ast des Neuriten geht in den rückläufigen Stiel, der zweite Ast endet im Balken (vgl. v. ALTEN 1910, Textfig. 1). In dem rückläufigen Stiel und dem Balken treten die Fasern in so enge Beziehungen zueinander, daß eine äußerst feine netzartige Glomerulenstruktur entsteht. Es mögen vereinzelte Fasern aus dem Gehirn mit diesen Stielen direkt in Verbindung treten, der eigentliche Weg zu und von den pilzförmigen Körpern jedoch geht durch die Becherglomerulen (Textfig. 12 u. 10). In der Ausbildung sowohl des Zentralkörpers als der pilzförmigen Körper nimmt Periplaneta eine Mittelstellung ein und eignet sich daher vorzüglich zur Darlegung des typischen Baues des Insektengehirns. Die verhältnismäßig sehr schöne Entfaltung der Pilze läßt eine entsprechende Höhe der Fähigkeiten erwarten. Besonders komplizierte Instinkte liegen nicht vor, dagegen ist ein Gedächtnis und eine gewisse Lernfähigkeit vorhanden. Ich schließe daher hier meine biologischen Beobachtungen und Versuche an.

Versuche über das Gedächtnis der Küchenschabe.

Der Zuchtkasten, in dem ich die Küchenschaben 5 Monate lang hielt, war durch ein verschließbares Loch am Boden mit einem angrenzenden Versuchskasten verbunden. Letzterer war mit Glasplatten belegt, die täglich gereinigt und frisch berußt wurden. Der Versuchskasten wurde durch eine Scheidewand mit sechs verschließbaren Öffnungen in zwei Teile geteilt. Das Futter wurde nur in den Teil des Versuchskastens gebracht, der dem Zuchtkasten abgewandt war. Auf der Glasplatte wurden nun täglich die Spuren verfolgt. Zuerst wurde ein bestimmtes seitliches Loch der Scheidewand geöffnet. Nachdem die Tiere längere Zeit den Weg zu ihrer Futterstelle durch dieses Loch genommen hatten, wurde es verstopft und eines an der anderen Seite geöffnet. Daß trotzdem vor dem alten Loch viele Fußspuren angehäuft waren, beweist das Vorhandensein eines Ortsgedächtnisses. Geruchsspuren an der Glasplatte sind ausgeschlossen. Ebenso wurden solche an der Scheidewand durch Umdrehen derselben vermieden. Das gleiche beweist übrigens schon die Angewöhnung an die Verhältnisse des Zuchtkastens. Kurz nach dem Einsetzen

der Tiere war es überaus schwierig, den Deckel aufzuheben, weil die Schaben sofort nach allen Richtungen entwichen. Nachdem sie sich aber einige Zeit daran gewöhnt hatten, daß die Kiste oben verschlossen war, mußte beim Öffnen des Deckels kein Entweichen mehr befürchtet werden, vielmehr versuchten die Tiere, sich unter am Boden liegenden Gegenständen oder im angrenzenden Versuchskasten zu verstecken. Es mußte also ein Bild der Kiste vorhanden sein. Der Gesichtssinn kann wegen der nahezu totalen Finsternis für diese Erfahrungen nur in geringem Maße in Betracht kommen. Außer der Lichtflucht besteht noch die Neigung, unter Gegenstände, in Ritzen u. dgl. zu kriechen. Auch das geköpfte Tier zeigt noch diese Neigung, wenn die Körperoberfläche mit Gegenständen in Berührung kommt. Eine zweckmäßige Bewegung auf einer ebenen Fläche ist natürlich ohne Kopf nicht mehr möglich. Das Tier bewegt sich daher mit Vorliebe im Kreise (vgl. FAIVRE 1857) und fällt häufig um. Der Sinn für das Gleichgewicht und die Regulierung der Gesamtbewegungen ist daher im Gehirn zu suchen. In Ermangelung der Antennen führt das geköpfte Tier mit dem vordersten Beinpaar tastende Bewegungen aus. Es reagiert noch nach drei Tagen lebhaft auf Berührung der Cerci. Der abgeschnittene Kopf antwortet mehrere Minuten auf Berühren der Antenne mit lebhaftem Zucken und Kieferbewegungen.

Als meine Versuche bereits die ersten Resultate erzielten, erschien eine Veröffentlichung von SZYMANSKI (1912) über ähnliche Versuche, die zu demselben Resultate führten (modification of the innate behavior of cockroaches). Er hat die Küchenschaben gelehrt, ihre instinktive Lichtscheu zu überwinden, das Dunkel zu vermeiden und das Licht aufzusuchen. Die Tiere wurden einzeln in einen Glaskasten gebracht, der zur Hälfte hell und zur Hälfte dunkel war. Die dunkle Hälfte war so eingerichtet, daß jedes Tier, das dieselbe betrat, einen elektrischen Schlag zu spüren bekam. Nachdem das Tier mehr oder weniger Schläge, je nach den individuellen Differenzen, bekommen hatte, kam es schließlich so weit, daß es die Grenzlinie nicht mehr zu überschreiten wagte, sondern in den hellen Raum zurückkehrte. Wenn eine Schabe zehnmal hintereinander, ohne einen Schlag zu bekommen, an der Grenzline kehrt gemacht hatte, wurde der Versuch als gelungen betrachtet. Alle zehn auf diese Weise geprüften Tiere zeigten sich fähig, dies zu leisten. Das erlernte Verhalten ging bald verloren, wurde aber rascher zum zweiten Male wiedererlernt.

Diese Versuche beweisen ebenso wie die meinigen das Vorhandensein eines Gedächtnisses und die Möglichkeit der Gewöhnung bei Periplaneta. Als den Sitz dieser Fähigkeit dürfen wir nach den vergleichend anatomischen Befunden die pilzförmigen Körper betrachten.

Die Schlundkonnektive, das Unterschlundganglion und die zugehörigen Nerven.

Die Schlundkonnektive (gewöhnlich Schlundkommissur genannt) bilden jederseits des Darmes eine Längsverbindung zwischen Ober- und Unterschlundganglion.

Zu den Schlundkonnektiven rechne ich alle Fasern, die das Ober- und Unterschlundganglion verbinden. Punktsubstanz und Ganglienzellen gehören aber zu einem der beiden Ganglien (Fig. S_1, S_2). Die Schlundkonnektive bestehen aus Bahnen verschiedener Art. Bei der Verteilung der Fasern der Schlundkonnektive im Oberschlundganglion wendet sich ein großer Teil medianwärts zum medianen Protocerebralwulst, von wo aus sie größtenteils unter Kreuzung zu den verschiedenen Teilen des Protocerebrums verlaufen. Ein Teil verläuft auch an der rückwärtigen Gehirnwand zu den Zellen der Pars intercerebralis (Fig. S_1, S_2). Im Deuterocerebrum enden Fasern aus den Konnektiven teils in Zellen (besonders solchen der medialen Wand, Fig. S_2), teils in den Glomerulen. Ein Teil der Fasern endet schon auf halbem Wege im Tritocerebrum (Fig. S_2). In der anderen Richtung enden die Fasern der Konnektive teils im Unterschlundganglion, teils gehen sie direkt ins Bauchmark über (Taf. V, Fig. S_2).

Das Unterschlundganglion (Ganglion infraoesophageum) charakterisiert sich durch den Abgang der Nerven zu den Mundwerkzeugen (Gnathocephalon; Textfig. 1 u. 3). Es ist aus drei den drei Kieferpaaren entsprechenden Ganglien verschmolzen. Bei Lepisma zeigt das Unterschlundganglion nach Böttger (1910, p. 839) noch deutliche Dreiteilung. Bei Periplaneta ist dies nicht mehr zu erkennen. Die drei Nervenpaare zeigen die Textfig. 1 u. 3. Das oberste Paar liegt zugleich am weitesten medianwärts und versorgt die Mandibeln; das Maxillarnervenpaar liegt tiefer und mehr lateral; das Labialnervenpaar liegt am tiefsten und am weitesten lateral. Nach rückwärts entspringen die zwei Stränge des Bauchmarks und in nächster Nähe seitlich davon zwei diese begleitende

Speicheldrüsennerven (Textfig. 3). Die drei Nervenpaare zu den Mundwerkzeugen sind sämtlich gemischte Nerven.

Der Mandibelnerv (Nervus mandibularis) steigt in lateraler Richtung steil abwärts und vorwärts. Kurz nach seinem Abgang zweigt sich ein dünnes Bündel sensibler Fasern ab, verläuft mehr median- und rückwärts und verzweigt sich unter dem Hypopharynx. Der Hauptast gibt in der Höhe des Schlundes einen Zweig motorischer Fasern ab, die nach oben umbiegen und hinter dem Oberschlundganglion zu den Beugemuskeln der Mandibel verlaufen (Nervus musc. flexoris mandibulae). Der andere Teil trennt sich kurz vor der Ansatzstelle der Mandibel in drei Teile, zwei sensible, die in die Mandibel eintreten und einen motorischen, der in großem Bogen nach rückwärts umbiegt und zu den Streckmuskeln der Mandibel zieht (Nervus musc. extensoris mandibulae).

Der Maxillarnerv (Textfig. 1 u. 3) ist sehr stark und verzweigt sich kompliziert. Bald nach dem Abgang zweigen hintereinander drei motorische Bündel ab, die zur äußeren Maxillarmuskulatur ziehen. Der größtenteils sensible Hauptstrang teilt sich bei seinem Eintritt in die Maxille in drei Äste, wovon je einer den Lobus internus, den Lobus externus und den Taster innerviert. Der Nerv des Maxillartasters spaltet sich bereits vor dem Eintritt in denselben wieder in zwei getrennte Bündel.

Der Labialnerv (Textfig. 1 u. 3) teilt sich ebenfalls frühzeitig in zwei Äste, wovon der eine Ast unter nochmaliger Zweiteilung direkt in den Lippentaster übergeht. Der zweite Ast innerviert die Muskulatur der Unterlippe und führt die sensiblen Fasern für das Kinn und die Glossen.

Außerdem läßt sich am hinteren Ende des Unterschlundganglions noch ein zartes Nervenpaar verfolgen, das sich den Längskonnektiven zum ersten Thorakalganglion ventral anschließt (Textfig. 3). Es stimmt genau auf die Beschreibung Hofers (1887, p. 379), der diese Nerven zu den Speicheldrüsen verfolgt hat. An der gleichen Stelle haben Haller und Newton bei Blatta (= Periplaneta), Jonescu (1909, p. 166) bei Apis einen Nerven gezeichnet, dessen weiteren Verlauf sie nicht verfolgten. Janet (1905, s. Handb. d. Entom., 1912, Fig. 51) und Pietschker (1910, Textfig. 1) haben hier einen „Nervus glandulae labialis“ gezeichnet. Diese im Thorax gelegenen Drüsen darf ich wohl mit den Hoferschen Speicheldrüsen bei Periplaneta homologisieren. Jonescu und Pietschker sprechen jedoch einen

anderen Nerven, der weiter oben an der Hinterseite des Unterschlundganglions entspringt, als Speicheldrüsennerven an; von KENYON wurde er als Salivary nerve bezeichnet. JONESCU hat den Ursprung dieses Nerven sehr genau verfolgt (p. 165), jedoch seinen Verlauf hat keiner der Autoren klargelegt. Ich bezweifle seine Deutung als Speicheldrüsennerv, zum mindesten bei der Ameise. Jedenfalls aber ist seine Homologisierung mit dem nerf tégumentaire von VIALLANES (1887, p. 71) unrichtig. Denn diesen aus dem Deuterocerebrum entspringenden Nerv (während der salivary nerve nach JONESCU aus dem untersten Unterschlundganglion entspringt) habe ich bei Periplaneta wiedergefunden und zur Schädeldecke verfolgt (s. o. p. 304).

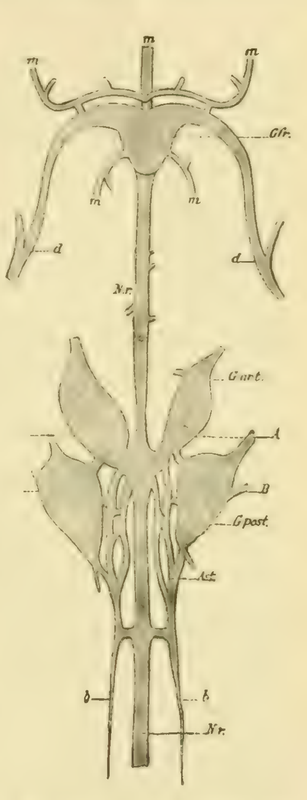
Analoga zu den von HOLSTE (1910) bei Dytiscus beschriebenen Jugularnerven vermochte ich bei Periplaneta nicht zu finden (wie auch HOFER in dieser Gegend keine weiteren Nerven gefunden hat, p. 380).

Die Zellen des Unterschlundganglions liegen vor allem an der Unterseite, von wo aus sie sich keil- oder dachartig in das Neuropil einschieben. Ebenso ist der Belag zwischen der Einmündung der drei Nervenpaare kegelförmig nach innen vorgeschoben (Fig. S_2) mit einer medianen kraterförmigen Einsenkung. Der mediane Sagittalschnitt weist demnach die größte Zellenzahl auf. In Übereinstimmung mit JONESCU und PIETSCHKER (p. 48) und entgegen den Befunden BINETS habe ich an der Dorsalseite des Unterschlundganglions keine großen motorischen Zellen vorgefunden, in denen BINET (1894) das Zentrum für die koordinierte Beinbewegung vermutete.

Von den Achsenfortsätzen der Zellen lassen sich eine Anzahl in die Schlundkonnektive oder das Bauchmark verfolgen. Die meisten aber verteilen sich im Neuropil, in dem sie vermutlich ihre Dendriten abgeben, um sodann im Bogen in die Mundgliedmaßennerven einzutreten. Die sensiblen Fasern dieser Nerven splittern sich im Neuropil auf. Zu erwähnen ist noch das Kommissurensystem, das die ursprünglich getrennten Ganglien verbindet: Mandibularkommissur, Maxillarkommissur (Fig. S_2, *Mxk*) und Labialkommissur (Fig. S_2, *Lbk*).

Zweifellos ist das Unterschlundganglion in erster Linie ein Reflexzentrum für die Mundgliedmaßen und die Speicheldrüsen. Verschiedene Autoren nehmen es noch für die Innervation anderer thorakaler Gebilde in Anspruch. HOLSTE (1910) findet bei Dytiscus zwei Paar Jugularnerven, welche die Bewegungsmuskulatur

des Kopfes innervieren. BINET (1894) sucht in Übereinstimmung mit den Versuchen FAIVRES (1857—64) das Zentrum für die koordinierte Beinbewegung im Unterschlundganglion festzulegen. FAIVRE findet nämlich (vgl. Handb. d. Entom., 1912, p. 107), daß von dekapitierten Käfern nur Rhizotrogon, dessen Unterschlundganglion in den Thorax verlagert ist, noch zu einer geordneten Gehbewegung fähig ist; woraus sich der Sitz der Regulierung dieser Tätigkeit im Unterschlundganglion ergibt. Bei dekapitierten Küchenschaben ist jedoch eine geordnete Gehbewegung noch wohl möglich; dagegen ist natürlich eine zweckmäßige Bewegung ohne die Sinnesorgane und Nervenzentren des Kopfes nicht mehr möglich.



Textfig. 13. Eingeweidenervensystem von Periplaneta nach HOFER. *Gfr* Ganglion frontale; *d* Frontalnerven; *m* motorische Nerven der Oberlippe; *N.r.* Nervus recurrens; *G.ant.* vorderes Darmganglienpaar; *G.post.* hinteres Darmganglienpaar.

Das Eingeweidenervensystem.

Die Ausbildung dieses Systems bei Periplaneta ist von HOFER (1887) so genau untersucht worden, daß meine Schnitte seine Angaben im wesentlichen nur bestätigen können. Ich verweise daher auf ihn und gebe hier seine Übersichtsfigur wieder (Textfig. 13). Den bei *d* aus dem Verbindungsnerven zwischen Gehirn und Frontalganglion (Nervus frontalis, HOLSTE 1910) abgehenden Nerven vermochte ich nicht zu finden. Der bei *m* aus dem hinteren Teil des Frontalganglions nach rückwärts abgehende und sich verzweigende Nerv geht zu der äußeren Bewegungsmuskulatur der Oberlippe. Der median nach vorn abgehende Nerv ist ebenfalls rein motorisch und innerviert die inneren Beweger der Oberlippe. Die vorn seitlich abgehenden Nerven (*m*) innervieren die Clypeopharyngealmuskulatur. Der rückwärts an dem Frontalganglion unpaar entspringende Nervus reccurens (Nervus stomatogastricus, HOLSTE 1910, p. 428; N. stomentericus, JANET) senkt

bei *Nr* einige Fasern in die Wand des Ösophagus, die motorische und vielleicht auch sekretorische Funktion ausüben. Als Hauptaufgabe des Nervus reccurrens hat HOFER mit Recht die peristaltischen Bewegungen des Ösophagus angesehen. Demselben Zweck, sowie der Innervierung der Speicheldrüsen sollen nach HOFER auch die beiden Darmganglienpaare dienen (Textfig. 13, G. ant. und G. post.).

Ganglia stomatogastrica (VIALLANES, NEWTON, JONESCU, BERLESE), Gangli esofagei (BERLESE) postcerebrale sympathische Ganglien (JANET, PIETSCHKER), Ganglia pharyngea + Ganglia allata (KOESTLER, HOFER), Eingeweide- oder Darmganglien (HOFER, HALLER u. a.), Gefäßganglien + Tracheenganglien (KOLBE, HOLSTE), Ganglia pharyngea + Corpora allata oder Epithelblasen (HEYMONS, NABERT 1913). Trotz dieses Überflusses an Namen herrscht über die Natur dieser Gebilde große Unsicherheit (vgl. Handb. d. Entom., 1912, p. 82 ff.). Die erste Ansicht hielt sie für echte Ganglien, die der Bewegung des Darmes und den Speicheldrüsen dienen (KOESTLER, HOFER). Später wurde die Funktion des ersten Paares auf die Innervation der Kopfaorta (Herz), die des zweiten Paares auf die der Kopftracheen beschränkt (KOLBE, HOLSTE u. a.). Auch diese Autoren haben bereits die Bemerkung gemacht, daß diese Gebilde einen eigenartigen Charakter tragen, keine Punktsubstanz enthalten (KOESTLER), einem bandförmigen Nervenpolster gleichen (HOLSTE). HEYMONS fand nun bei Bacillus rossii das erste Paar als richtige Ganglien mit Punktsubstanz vor, an Stelle des zweiten Paares aber bläschenförmige Organe (Epithelblasen, Corpora allata) mit inneren konzentrischen Chitinlamellen. SINÉTY (1899) spricht auch dem ersten Paar Gangliencharakter ab. POLICE (1909) hält bei Periplaneta und Epacromia beide für echte Ganglien. — Nach meinen Schnitten läßt sich folgendes dazu sagen: 1. Chitinlamellen sind nicht vorhanden, 2. Punktsubstanz (Neuropil) fehlt, 3. die Zellen sind sehr locker (die Zellen des zweiten Paares stehen dichter als die des ersten) und gleichen allerdings den „Epithelzellen", wie sie HEYMONS gefunden hat (Handb. d. Entom., Fig. 46), 4. im Gegensatz zu Bacillus rossii treten sie in enge Verbindung mit dem Nervus reccurrens, 5. das Rückengefäß liegt über, der Haupttracheenstamm unter den Ganglien, einen Zusammenhang vermochte ich nicht nachzuweisen [1]). — HALLER (1905) hat in seiner Textfig. 5 *A* die beiden Darmganglien ganz unrichtig an der Vorderfläche des Deuterocerebrums eingezeichnet.

Über die Struktur des Frontalganglions kann ich ganz den Angaben HOFERS beistimmen, daß Zellen mittlerer Größe dorsal und aboral angehäuft sind, während in der Mitte eine dünne

1) Nach Abschluß des Manuskripts erschien eine Spezialarbeit über die Corpora allata der Insekten (NABERT 1913), worauf ich hier verweise.

Lage Neuropil liegt (Fig. S_3, *G.f.*). Das Frontalganglion von Periplaneta ist vor allem ein motorisches Zentrum der Oberlippen- und der Clypeopharyngealmuskulatur. Es ist mit dem sensiblen Zentrum dieser Region, dem Tritocerebrum, durch die vorn eintretenden Nervi frontales verbunden. Diese bilden vor dem Frontalganglion eine eigenartige Kommissur (Textfig. 13), die man als eine weitere Tritocerebralkommissur betrachten könnte. Wir hätten also bei Periplaneta 3 mit dem Tritocerebrum zusammenhängende Kommissuren, zwei unterhalb, eine oberhalb des Pharynx. So sehr die Gesamtansicht des Periplanetagehirns (Textfig. 1 u. 3) für die VIALLANESsche Einteilung in sechs Segmente spricht, wie sie unserer Beschreibung zugrunde gelegt wurde, so lassen doch die eben erwähnten Verhältnisse neuere Ansichten, nach welchen eine größere Anzahl von Segmenten beteiligt ist, als möglich erscheinen. Ein eigenartiger bindegewebiger Zusammenhang des Frontalganglions mit dem medianen Protocerebrum (Fig. S_3) könnte auch für die Ansicht JANETS sprechen, der für einen Teil des VIALLANESschen Tritocerebrums protocerebralen Ursprung annimmt. Denselben Zusammenhang hat auch KÜHNLE (1913) bei Forficula auricularia vorgefunden.

II. Teil

Tenebrio molitor.

Die bisherigen Arbeiten über das Coleopterengehirn.

Im Jahr 1857 veröffentlicht FAIVRE Versuche über den Einfluß der Exstirpation des Gehirns oder von Teilen desselben auf die Bewegungsweise von Dytiscus. Er stellt dabei dieselben Drehbewegungen fest, wie sie späterhin auch bei anderen Insekten (bei Libellen) beobachtet wurden und wie ich sie ähnlich auch bei Periplaneta gefunden habe.

Die erste eingehendere Untersuchung eines Käfergehirns hat LEYDIG 1864 ebenfalls an Dytiscus marginalis unternommen. Er kann bei Dytiscus das Analogon der pilzförmigen Körper der Hymenopteren nicht finden. Die Hirnwölbungen werden bei der Imago von einzelnen Ganglienkugelpaketen eingenommen. Im Sehlappen unterscheidet er drei scharf abgegrenzte Teile.

DIETL (1876) untersucht das Arthropodengehirn als erster an Schnittserien. Neben anderen Insekten erwähnt er auch

Carabus violaceus. Er „findet wohl in der primären Hirnanschwellung den Durchschnitt eines Stiels", doch konnte er „an der Hemisphäre nichts entdecken, was sich den pilzhutförmigen Körpern vergleichen ließe". Irrtümlicherweise glaubt er im Opticus die pilzförmigen Körper wiederzufinden. Seine von diesen beiden „Zonen radialgestreifter Marksubstanz" gegebene Abbildung läßt keinen Zweifel darüber, daß es sich hier um die beiden äußeren Marklagen des Opticus handelt, wie auch schon Berger betont hat. Dietl glaubt jedoch nicht, daß der pilzhutförmige Körper in Beziehung zum Gesichtsinn stehe.

Berger (1878) beschäftigt sich mit dem Gehirn und insbesondere der Retina der Arthropoden. Von Coleopteren schneidet er die Gehirne von Dytiscus marginalis, Hydrophilus piceus und Cetonia aurata. Die beiden ersteren verhalten sich so ähnlich, daß er sie zusammen behandelt. Er beschreibt die Ganglienkugelpakete des Protocerebrums und hält sie mit Recht für die Analoga der pilzhutförmigen Körper. Diese unterscheideu sich durch intensivere Färbung und durch die Kleinheit ihrer Elemente vom übrigen Ganglienzellenbelag. Jederseits sind zwei solcher Pakete vorhanden. Aus jedem Paket entspringt ein Faserstrang. Die beiden Stränge jeder Seite vereinigen sich bald zu einem Bündel, welches dieselbe Richtung kurze Zeit beibehält. Dann teilt sich der gemeinschaftliche Stiel in zwei Teile, einen oberen, der an der Hirnoberfläche schwach kolbig angeschwollen endigt (den wir jetzt den rückläufigen Stiel nennen) und einen unteren, der nach innen umbiegend unterhalb des Zentralkörpers mit dem gleichartigen Stiel der anderen Hälfte median zusammentrifft (später medianwärtsgehender Balken genannt). Den Zentralkörper beschreibt Berger unter dem Namen fächerförmiges Gebilde. Er hält ihn für einen „Ort, in welchem eintretende Faserzüge sich auflösen, um denselben in verschiedenster Richtung zu verlassen." Die Antennenanschwellung ist bei Dytiscus verhältnismäßig klein. Aus ihr tritt ein Faserzug aus, der „zu einem nach innen von den pilzförmigen Körpern gelegenen Teile des Rindenbelegs zieht und in den Ganglienzellen desselben endet". Es ist wohl der bei den meisten Insekten wiedergefundene, neuerdings mit dem Namen Riechstrang belegte Faserzug.

Von Cetonia gibt Berger eine Abbildung des Ganglion opticum. Auffallenderweise ist dieses ebenso wie auch bei Dytiscus durch einen Nerven (Nervus opticus) vom übrigen Gehirn abgetrennt. Die äußere Fibrillärmasse bezeichnet er als Molekulär-

schichte und rechnet sie noch zur Retina. Für die beiden inneren Fibrillärmassen behält er die von DIETL eingeführten Namen äußeres und inneres Marklager bei. Zwischen der Molekulärschichte und dem äußeren Marklager befindet sich die erste (äußere), zwischen den beiden Marklagern die zweite innere Nervenfaserkreuzung.

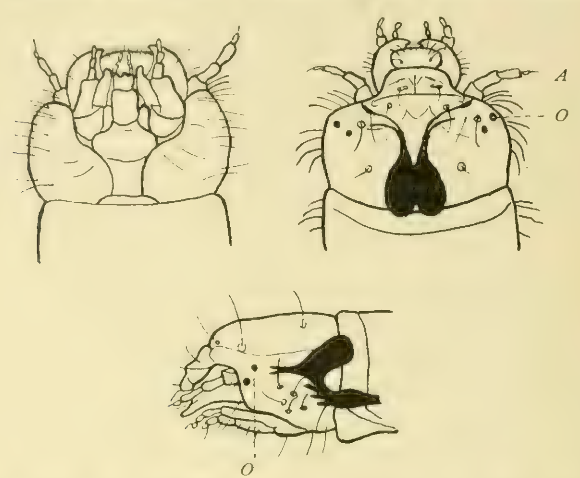
FLÖGEL (1878) hat, ohne BERGERS Arbeit zu kennen, ebenfalls Dytiscus marginalis geschnitten. Er kommt im wesentlichen zu denselben Resultaten. Die pilzhutförmigen Körper nennt er nach ihrer Ausbildung bei Periplaneta und den Hymenopteren: Becher mit zugehörigen Becherzellen und Stielen. Sind diese Gebilde weniger gut ausgebildet so redet er von Becherzellengruppen, die den Ganglienzellenpaketen LEYDIGS entsprechen. Diese Gruppen sind bei Melolontha gut, bei Dytiscus schwächer, aber doch deutlich erkennbar ausgebildet. Den Stiel heißt er Hinterast, nach seinem Umbiegen medianwärts unterhalb des Centralkörpers Balken, den rückläufigen Stiel Vorderhorn. Am Schluß gibt er eine synoptische Tafel der Insekten bezüglich der Ausbildung der Pilze (abgedruckt bei BERLESE), welche 1913 von KÜHNLE nach den neueren Untersuchungen ergänzt und berichtigt wurde.

HOLSTE (1910) untersucht das gesamte Nervensystem von Dytiscus marginalis nach Präparation. Er hat alle abgehenden Nerven und deren komplizierte Verzweigungen verfolgt und durch übersichtliche Abbildungen erläutert. Seine Arbeit findet eingehende Berücksichtigung in dem neuen Handbuch der Entomologie (1912, p. 82—117; Fig. 50, 56, 57, 59, 60).

Die Lage des Gehirns im Kopfe und die Veränderungen seiner Teile.

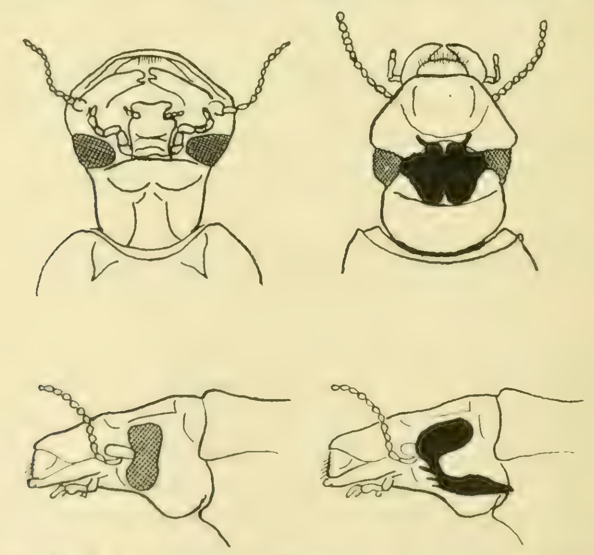
Da der Kopf der Mehlkäferlarve die gerade Fortsetzung des Körpers bildet und auch bei der Imago nur wenig nach abwärts gerichtet ist, so verläuft die Längsachse des Gehirns im Gegensatz zu Periplaneta beinahe parallel zur Längsachse des Tieres. Das Gehirn liegt bei der Larve ziemlich weit hinten, so daß es noch vom ersten Thorakalsegment überragt wird (Textfig. 14). Am weitesten vorn liegen die Schlundkonnektive. Sie münden nicht wie bei Periplaneta hinten, sondern vorn in das Unterschlundganglion ein. Im Puppenstadium ist der Kopf vollständig eingeknickt, so daß das Bauchmark einen Halbkreis beschreibt, um zum Unterschlundganglion zu gelangen. Die durch die Ausbildung

des Käferkopfes, der Facettenaugen und des wohl ausgebildeten Ganglion opticum bedingten Veränderungen sollen die vergleichen-



Textfig. 14. Kopf der Mehlkäferlarve von unten, von oben und von der Seite. Letztere Ansichten mit eingezeichnetem Gehirn. *A* Antenne, *O* Ozellen.

den Textfig. 14 u. 15 darlegen. Bei der Bildung der imaginalen Kopfblase findet eine starke Verlagerung des Gehirns in oraler



Textfig. 15. Kopf der Imago von Tenebrio von unten, von oben und von der Seite. Rechts mit eingezeichnetem Gehirn.

Richtung statt; dies wird durch verschiedenartige Differenzierung der Epidermis vor der Verpuppung ermöglicht. Aus der Ver-

schiebung der Teile ergibt sich, daß nach erfolgter Verpuppung der Ozellarnerv nicht mehr nach vorn, sondern seitwärts abgeht, was durch die gleichzeitige Entwicklung des Ganglion opticum erleichtert wird. Das gleiche gilt für den Antennalnerv, da die Antenne direkt vor dem Facettenauge gelegen ist (Textfig. 15).

Aus den erwähnten Gründen bestehen in der Form und Lage der Gehirne große Unterschiede zwischen Larve und Imago. Das Oberschlundganglion ist in beiden Stadien median ebenso tief eingeschnürt wie es auch bei Periplaneta der Fall ist.

Bei der Larve sind die Protocerebralloben nach rückwärts schön gewölbt und zeigen keinerlei Furchen. Der Opticus ist lediglich durch eine unbedeutende Ausbuchtung angedeutet (Taf. VI, Fig. 2). Da die Antennen des Mehlwurms nicht wie bei Periplaneta senkrecht zum Gehirn abgehen, sondern vorn in der Verlängerung seiner Längsachse, so ist auch das Deuterocerebrum nach vorn verschoben und gliedert sich als deutlicher Lobus olfactorius vom Gehirn ab. Das Tritocerebrum hat sich von unten her so eng an das Deuterocerebrum angelegt, daß die Tritocerebralnerven gemeinsam mit den Antennalnerven und den Ozellarnerven abgehen (Textfig. 14 u. 17). Die Schlundkommissur ist ziemlich kurz und schmal. Das Unterschlundganglion ist kaum größer als die Thorakalganglien.

Beim Beginn der Puppenruhe ist das Ganglion opticum bereits weitgehend vorgebildet. Die drei Fibrillärmassen sind schon deutlich abgegliedert (Taf. VI, Fig. 3). Das Oberschlundganglion wird dadurch sehr in die Breite gezogen. Infolgedessen ist auch der Lobus olfactorius ziemlich seitwärts verlagert, indem er sich eng an den Opticus anlegt. Das Tritocerebrum und die Tritocerebralkommissur schließen den Darm ein.

Die Verhältnisse bei der Imago läßt Taf. VI, Fig. 4 erkennen. Das Protocerebrum ist nicht mehr so stark nach rückwärts gewölbt, da es mehr in die Breite gezogen wurde. Das Ganglion opticum ist sehr gut ausgebildet und durch eine seichte Einbuchtung von den Protocerebralloben getrennt. Die äußere Fibrillärmasse (Lamina ganglionare nach Berlese) ist ebenfalls durch eine kleine Einbuchtung vom übrigen Ganglion opticum abgetrennt. Auf der Höhe der zweiten Fibrillärmasse zeigt der Lobus opticus der Form dieser Masse entsprechend auf der aboralen Seite eine Vertiefung.

Infolge der starken Verlagerung des Deuterocerebrums in lateraler Richtung hat der Riechstrang eine Knickung erfahren (vgl. Taf. VI, Fig. 4, *Rs*).

Die pilzförmigen Körper.

(Corpora pedunculata, Berlese.)

In bezug auf die pilzförmigen Körper bestehen zwischen der Larve und der Imago keine großen Unterschiede. Ich gehe daher bei der Beschreibung von der ausgebildeten Form aus und füge die Angaben über die Larve und die Puppe gelegentlich ein.

Die Becher, die wir bei Periplaneta gefunden haben, sind bei Tenebrio nur andeutungsweise vorhanden; sie sind noch nicht vollkommen geschlossen. Der Pilzstiel entsteht durch das Zusammenfließen von zwei Teilen, die den beiden Bechern entsprechen; jeder Teil entsteht seinerseits wieder durch die Vereinigung von zwei Faserbündeln, welche den inneren Becherwänden bei Periplaneta entsprechen (vgl. Taf. VI, Fig. 4, mit Taf. IV, Fig. F_2). Die Glomerulenmasse der „Becher" hat die Form der Zahl 3 mit knopfartig verdickten Enden (Glomerulenballen). Die 3 liegt horizontal; ihre Öffnungen sind nach unten gerichtet, von wo aus sich die Stiele in dieselben hineinschieben und auflösen (vgl. Textfig. 19 *B*). Die Glomerulenballen sind nicht gleich groß; am größten sind die beiden außen an der Peripherie des Gehirns gelegenen Ballen, dann folgen die median zusammenstoßenden; unbedeutender sind die zwei mittleren (Textfig. 19 *B*).

Betrachten wir eine Horizontalschnittserie von oben her. Unter dem rückläufigen Stiel erscheint lateral eine Glomerulenmasse, die sich bald nierenförmig bis zur Medianlinie ausdehnt; die konkave Seite ist nach vorwärts gerichtet. Bei der Larve nimmt die Glomerulenmasse fast die ganze Breite der Hemisphäre ein. Etwa 15 μ tiefer sammeln sich die Glomerulen erst lateral, dann auch medial zu Ballen an; von diesen Ballen gehen Fasern in die eben beginnenden Stiele. Die Ballen verschwinden noch vor den Stielen; am tiefsten geht der mediale Glomerulenballen (Taf. VI, Fig. 4; hier ist nur noch der mediale Ballen getroffen). Die Becherzellen sind bei der Larve verhältnismäßig recht zahlreich; sie schließen das Gehirn nach rückwärts mit zwei schönen Wölbungen ab (Taf. VI, Fig. 1). Bei der Imago haben sie so gut wie keine Vermehrung erfahren und treten deshalb

gegenüber dem bedeutend vergrößerten Gesamtvolumen zurück. Dies kommt insbesondere auch von der starken Vermehrung der übrigen protocerebralen Zellen, die bei der Imago von der Pars intercerebralis im Bogen über die Stiele hinweg bis ans Ganglion opticum reichen. Infolgedessen vergrößert sich die Gehirnoberfläche während der Metamorphose beträchtlich. Das Neurilemm der Puppe hat daher ein unregelmäßiges, rasch wechselndes Aussehen. Infolgedessen heben sich die Becherzellen deutlich von ihrer Umgebung ab, da sie ein in sich geschlossenes Ganze bilden, das keiner wesentlichen Veränderung mehr unterworfen ist. In geringem Maße vermehren sich auch die Becherzellen noch von zwei allmählich verschwindenden Bildungsherden aus, deren Haupttätigkeit wohl in die Embryonalzeit fällt. Die Becherzellen zeigen ähnlich wie bei Periplaneta eine radial angeordnete Einströmung in die Stiele (Taf. VI, Fig. 1 u. 4). Zwischen die beiden Stiele greifen sie ein bis zur Vereinigungsstelle derselben. Im Verlauf der Stiele ist eine Drehung oder Kreuzung der Fasern wie bei Periplaneta nicht vorhanden. Bis zur Einmündung des rückläufigen Stiels lassen sich die einzelnen Fasermassen nebeneinanderliegend verfolgen.

Die rückläufigen Stiele konvergieren im Gegensatz zu Periplaneta aboralwärts (Textfig. 19 *B*). Bei der Larve liegt der rückläufige Stiel um ganz wenig mehr nach innen als der Pilzstiel. Bei der allgemeinen Auseinanderzerrung der Teile während der Entwicklung zur Imago rückt der Pilzstiel etwas lateral; die Distanz beider Stiele wird größer. Gleichzeitig werden die Stiele länger, während ihr Querschnitt kleiner wird. Der Pilzstiel hat seine konkave Seite nach oben, der rückläufige Stiel nach unten. Beide Stiele schließen daher auf Sagittalschnitten eine wappenförmige Fläche ein, die sich hauptsächlich aus quergeschnittenen Kommissuren zusammensetzt. Der Querschnitt des rückläufigen Stiels ist wechselnd. Gleich nach der Einmündungsstelle erfolgt eine Einschnürung von drei Seiten her (dorsal, ventral, lateral). Hierauf folgt eine Anschwellung, besonders stark in medial-lateraler Richtung. Dann bleibt der rückläufige Stiel auf Horizontal- und Sagittalschnitten ungefähr gleich dick bis zu seinem Ende.

Das quere Endstück der Stiele (Balken) stößt bei Tenebrio nicht wie bei Periplaneta und allen anderen bisher untersuchten Formen (nach Flögel auch bei Dytiscus) median in der „Balkennaht“ symmetrisch mit dem der Gegenseite zusammen, sondern greift auf die andere Hemisphäre über. Hier weicht also das Gehirn des Mehlkäfers von der bilateralen Symmetrie ab. Die

Balken weichen einander in dorsoventraler Richtung aus. Bei einem Drittel meiner Schnitte kommt der Balken aus der rechten Hemisphäre über den der linken zu liegen, bei zwei Dritteln ist die Lage umgekehrt. Auffallenderweise greift der oben liegende Balken nur wenig in die andere Hemisphäre über und endigt mit einem dicken, etwas nach aufwärts gekrümmten Kolben. Der untere Balken dagegen greift ziemlich weit auf die andere Seite über und endigt leicht oralwärts gekrümmt.

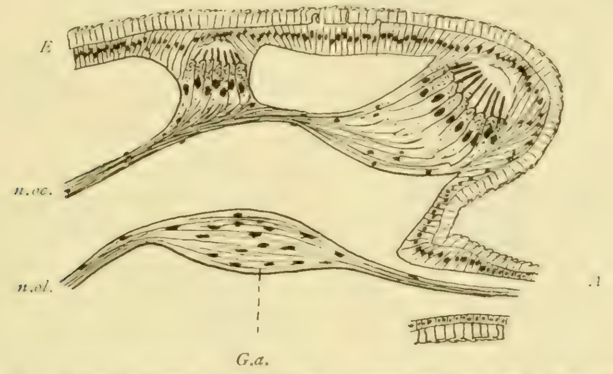
Der Querschnitt der Stiele zeigt in ihrem gesamten Verlauf eine Schichtung; es sind bald mehr bald weniger Schichten festzustellen (zwei bis acht). Regelmäßig bemerkt man konzentrisch gelegen mit etwa einem Drittel des Stieldurchmessers einen dunkler gefärbten Kern. Er tritt sofort unterhalb des Bechers auf; bei der Vereinigung der beiden Pilzstiele vereinigen sich diese medianen Stränge ebenfalls. Ein gleicher Strang läßt sich auch im rückläufigen Stiel von seinem Beginn an verfolgen und vereinigt sich bei der Einmündung des rückläufigen Stiels ebenfalls mit dem entsprechenden Strang des Pilzstiels. Die vereinigten Stränge lassen sich dann in den Balken hinein verfolgen. Manchmal erscheint der dunkel gefärbte Strang von einem hellen Hof umgeben. Dies Verhalten erinnert an die bei Periplaneta am rückläufigen Stiel und am Querstück bemerkte Schichtung der Fasermassen; auch frühere Autoren haben diese Schichtung erwähnt, besonders bei Hymenopteren. Es scheint daher, daß sie ein sekundäres Merkmal darstellt. Es besteht demnach bei Tenebrio noch der primitivere Zustand, indem die Schichtung noch weniger ausgeprägt ist.

Der Sehapparat.

(Ganglion opticum, Ozellen und Facettenaugen).

Die Larve des Mehlkäfers besitzt jederseits ein Paar Ozellen, die hinter der Einmündungsstelle der Antenne schief übereinander gelegen sind (Textfig. 14). Man wird also in Frontalschnittserien kurz nacheinander Ursprungsstelle der Antenne, vorderen Ocellus und hinteren Ocellus antreffen. Textfig. 16 ist aus etwa fünf aufeinanderfolgenden Frontalschnitten kombiniert. Der vordere und zugleich untere Ocellus ist etwas größer und liegt an der Stelle, wo die Kopfdecke nach innen umbiegt. Die Untersuchung der Ozellen und Facettenaugen gehört nicht zu meiner Aufgabe; da jedoch hierüber bereits eine Arbeit vorliegt (H. Landois und

W. Thelen 1867), die in vielen Punkten veraltet ist, gebe ich die Berichtigungen, soweit es nach meinen Schnittserien möglich ist. Die Ozellen des Mehlwurms zeigen am meisten Ähnlichkeit mit den Larvenozellen von Dytiscus, wie sie von Grenacher beschrieben wurden (s. Hesse 1910, Textfig. 415). Sie unterscheiden sich von letzteren jedoch durch den gänzlichen Mangel einer Linse oder Cornea. Die Cuticula besteht hier wie überall am Mehlwurm aus zwei Schichten: einer dicken prismatischen Schicht und darauf aufsitzenden dünneren, schuppenartigen Chitinbildungen (Textfig. 16). Landois teilt die beiden jederseitigen Larvenaugen in etwa 50 Einzelaugen oder birnförmige Nervenknöpfe ein; jeder Nervenknopf sei in 4 Teile geteilt, die nach außen konvergierend eine pigmentfreie Spitze bilden und sich

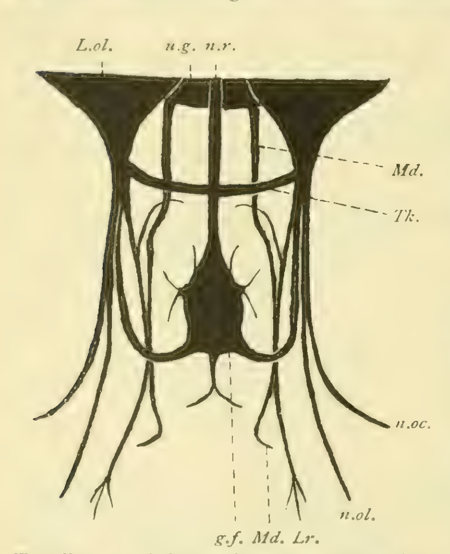


Textfig. 16. Schnitt durch die linken Larvenozellen und den Antennennerven von Tenebrio. Etwas schematisch. *A* Basis der Antenne, *n.ol.* Antennalnerv, *G.a.* eigentümliche Anschwellung des Antennalnerven vor dem Eintritt in die Antenne, *n.oc.* Ozellarnerv, *E* Epidermis mit Cuticula. Retinazellen mit Pigment und Stäbchen.

proximal in den Sehnerven fortsetzen. Nach den neueren Auffassungen wird das Larvenauge als Einzelauge betrachtet. Daß je vier der Retinazellen sich zu einem engeren Verein zusammenschließen würden, konnte ich nicht finden. Das reichlich vorhandene Pigment lagert in den Retinazellen gewöhnlich in besonderen Anhäufungen distal von den Kernen; einzelne Pigmentkörnchen gehen bis in die Sehnerven. Wichtig ist noch, daß das Epithel vor der Retina durchgeht (Textfig. 16). Nach Grenacher ist bei der Dytiscuslarve der Ocellus durch Einstülpung der einschichtigen Epidermis entstanden. Nach Bildung der Retina in der Tiefe haben sich die seitlichen Epithelzellen in der Mitte bis zur Berührung zusammengedrängt; jedoch liegen die Kerne hier

so weit zurück, daß zwischen Linse und Retina keine Kerne zu liegen kommen. Man kann die Ozellen des Mehlwurms auf die gleiche Weise auffassen, jedoch liegen die Kerne auffallend weit distal, so daß zwischen Retina und Cuticula zahlreiche Kerne gelegen sind. Es folgt daraus, daß diese Larvenaugen nicht besonders lichtstark und daher auch nur von untergeordneter Funktion sein können, was ja auch die Lebensweise des Mehlwurms nicht anders erwarten läßt.

Den Ozellarnerven hat LANDOIS nicht richtig beobachtet, vor allem ist das von ihm gezeichnete „Ganglion" nicht vorhanden; wahrscheinlich liegt eine Verwechslung mit der gleich dahinter befindlichen Anschwellung des Antennalnerven vor (Textfig. 16). Der Nerv des vorderen und unteren Ocellus steigt zum oberen Ocellus empor und vereinigt sich mit dessen Nerven. Die vereinigten Ocellarnerven steigen in leichtem Bogen (Textfig. 14 u. 16) in medialer Richtung aufwärts bis zum beginnenden Schlundkopf, wo sie jederseits in die Längsrichtung des Kopfes einbiegen und in dieser bis zum Oberschlundganglion verlaufen. Sie vereinigen sich in der Höhe des Frontalganglions mit den Antennalnerven, die einen ähnlichen Verlauf haben (Textfig. 17). Kurz vor der Einmündung ins Gehirn verschmelzen diese Doppelnerven mit den unter ihnen liegenden Labrofrontalnerven. Wir haben also hier die Erscheinung, daß protocerebrale, deuterocerebrale und tritocerebrale Nerven so eng vereinigt vom Gehirn abgehen, daß in Querschnitten eine Trennung kaum möglich ist. Auf Horizontalschnitten lassen sich die am höchsten gelegenen Fasern des Ozellarnerven verfolgen: sie gehen in Bogen außen um die Glomerulen



Textfig. 17. Schema des Nervenverlaufes in der Gegend des Frontalganglions (*g.f.*) der Larve von Tenebrio molitor. *L.ol.* Lobus olfactorius, *n.ol.* Antennalnerv, *n.oc.* Ozellarnerv, *n.r.* Nervus recurrens, *Lr.* sensibler Labralnerv, *Md.* Mandibularnerv, *Tk.* Tritocerebralkommissur. Der aus dem Unterschlundganglion (*u.g.*) kommende Mandibularnerv (*Md.*) vereinigt sich auf eine Strecke mit dem aus dem Oberschlundganglion kommenden Labralnerven (*Lr.*).

des Olfactoriusganglions herum und wenden sich dann medianwärts in der Richtung zum Zentralkörper. Der bei den Stirnozellen gefundene Zusammenhang mit der Brücke, ist hier nicht sicher nachzuweisen. Aus der bei der Larve noch recht unentwickelten Brücke geht jederseits in lateraler Richtung ein Nervenstrang hervor, zieht unter den Pilzstielen durch und entschwindet der Beobachtung in den Protocerebralloben, so daß die Möglichkeit besteht, daß er sich in den Ozellarnerven fortsetzt.

Über die Entwicklung des Imagoauges ist ziemlich wenig bekannt und noch weniger über diejenige des Ganglion opticum. Von den Befunden über die Facettenaugenentwicklung stimmen auf Tenebrio am besten die von Johansen (1893) an Vanessa urticae L. Er hat auch einige Angaben über das Ganglion opticum, vor allem die Nervenbündelschicht gemacht. Bauer (1904) hat die Entwicklung der Ganglien des Zentralnervensystems auf bestimmte „Bildungsherde" zurückgeführt. Diese Bildungsherde bestehen aus Neuroblasten, die „Ganglienmutterzellen" abspalten, welche ihrerseits wieder durch Mitose in je zwei Ganglienzellen zerfallen.

Landois und Thelen (1867) finden die Anlage des Käferauges von Tenebrio in der Larve als „Imaginalscheibe auf der Peritonealhülle eines Astes der Kopftracheen; diese Scheibe besteht aus mehreren Schichten kleiner Zellen, lagert über den Larvenaugen und schmiegt sich dem Chitinpanzer eng an." Unter der Cuticula soll bereits die Cornea des Facettenauges vorgebildet liegen; ja sogar die Larvenepidermis soll eine den künftigen Facetten ähnliche Zeichnung aufweisen. Diesen Angaben kann ich nicht beistimmen.

Ich will den Entwicklungsgang des Ganglion opticum und, so weit es nötig ist, der Facettenaugen im folgenden durch Beschreibung von vier Stadien darlegen:

1. Larvenstadium: Nach der letzten Larvenhäutung stehen die Larvenorgane auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung. Der Kopfraum wird größtenteils durch die Kiefermuskulatur ausgefüllt. Die Ozellen und ihre Nerven wurden bereits beschrieben. Von den Facettenaugen ist noch nichts vorzufinden. Die Anlage des Ganglion opticum besteht bei der jungen Larve aus einem jederseitigen Ganglienbildungsherd, der den Protocerebralloben lateral anliegt und nur eine geringe Vorwölbung am Gehirn verursacht. Der Bildungsherd hat eine tellerförmige, auf Schnitten nierenförmige, nach innen konkave Gestalt und besteht aus epithelartigen, großen Zellen (Neuroblasten), die durch Mitosen neue Zellen produzieren. Bauer heißt diese Teilung Neuroblastenteilung (1904, p. 143). Sie „führt zur Bildung von zwei Teilprodukten, von denen das eine zur Ganglienmutterzelle wird,

während das andere wieder zum Neuroblasten anwächst, der von neuem die auffallende Teilung wiederholt. Die Ganglienmutterzellen dagegen lassen durch einfache Teilung die Ganglienzellen aus sich hervorgehen". Um den Ganglienbildungsherd herum kommt es allmählich zu einer Ansammlung von kleinen Zellen (Ganglienmutterzellen). Diese wandern später an ihren imaginalen Aufenthaltsort, wo noch eine mitotische Zweiteilung erfolgt. Bei Beginn des letzten Larvenstadiums unterliegt der Ganglienbildungsherd selbst einer Teilung (Taf. VI, Fig. 2). Von dem oralen Ende ausgehend spaltet sich der ursprüngliche Herd in zwei: einen distalen, der die epithelartige Lage beibehält und als äußerer Herd zu bezeichnen ist (Taf. VI, Fig. 2 ä. H. Bauers erster Bildungsherd) und einen proximalen, der von Neurilemm abrückt und innerer Herd genannt werden soll (Taf. VI, Fig. 2 i. H. Bauers zweiter Bildungsherd). Beide Herde hängen am aboralen Ende noch vollkommen zusammen (Taf. VI, Fig. 2), was sich noch sehr lange erhält. Die Neuroblasten beider Herde bilden einen Ring; auf Taf. VI, Fig. 2 ist der äußere Ring (ä. H.) tangential, der innere (i. H.) im Querschnitt getroffen. Die Trennung der Ringe erfolgt dadurch, daß die nach innen abgeschiedenen Ganglienzellen Fasern gegen die Protocerebralloben entsenden und so eine erste Fasermasse des Ganglion opticum bilden (Taf. VI, Fig. 2).

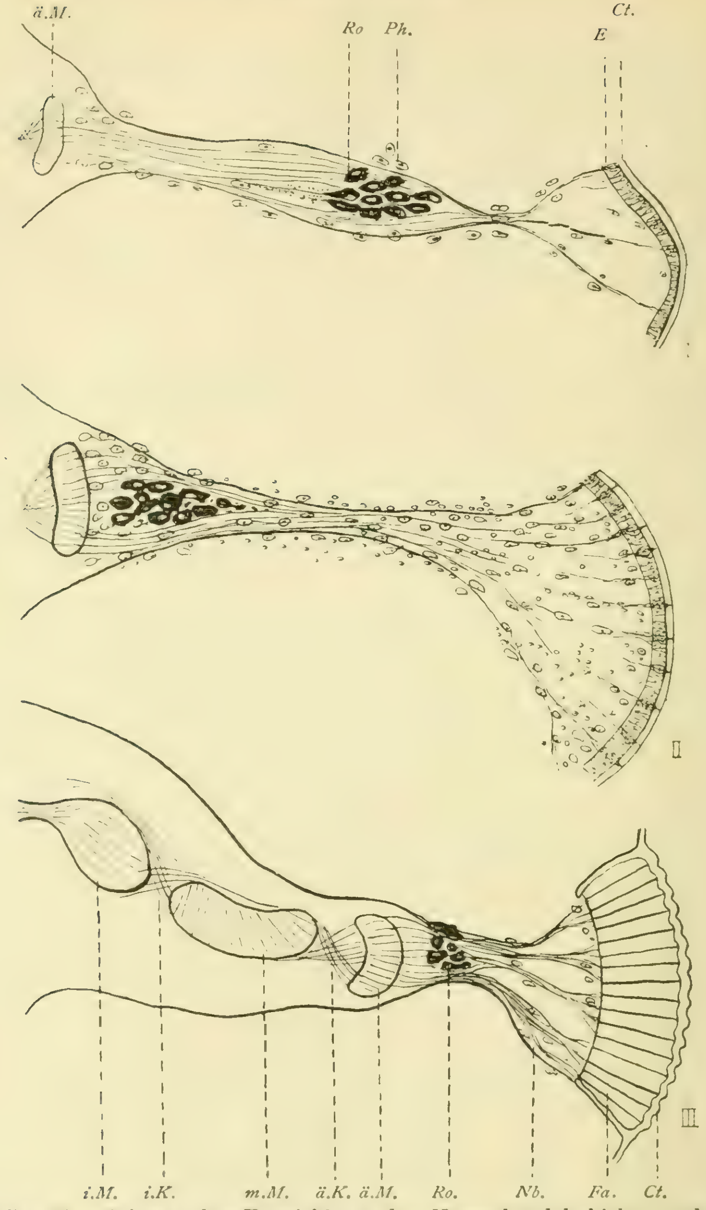
2. Stadium: bei Beginn der Verpuppung. Die Larvenorgane zerfallen (Histolyse) und werden durch Phagocyten resorbiert. Der Kopfblasenraum ist erfüllt von einer Menge Fett und Nährzellen. Eine Stütze für das in der Mitte schwebende Gehirn bildet die neu entstehende Kiefermuskulatur, die sich ventral an die Chitinspangen des Innenskeletts ansetzt und in dorsaler Richtung gegen das Kopfschild zuwächst, wobei sie sich eng an die ebenfalls in Bildung begriffenen optischen Ganglien anschmiegt. Die Larvenozellen rücken von der Epidermis ab, indem sie auf dem Ozellarnerven in der Richtung auf das Ganglion opticum zurückweichen (Textfig. 18 I; vgl. Johansen 1893, Fig. 15). Bei der Bildung der großen Imaginalkopfblase tritt eine starke Lockerung der Epidermiszellen ein. An der Stelle der künftigen Facettenaugen stellt sich die Epidermis nach dem Abrücken der Larvenaugen in der Weise dar, daß die distal aneinanderliegenden Zellen sich in proximaler Richtung pyramidenartig verschmälern und so Zwischenräume bilden, in welche Nährflüssigkeit aus der Kopfblase eintritt (Textfig. 18 I; vgl. Johansen 1893, Fig. 3 u. 15). Die Epidermis ist also noch einschichtig;

eine Einstülpung findet nicht statt. Die Zellenzahl der Larvenozellen wird durch Phagocytose verringert, wobei sich das Pigment derartig anhäuft, daß die einzelnen Zellen als schwarze Punkte erscheinen und nur ein etwas hellerer Fleck die Lage des Kerns andeutet (vgl. Textfig. 18, Taf. VI, Fig. 4 *R. o.*).

Das Ganglion opticum enthält in diesem Stadium schon alle imaginalen Teile im kleinen vorgebildet (Taf. VI, Fig. 3). Bevor ich auf ihre Entstehung eingehe, muß ich einige historische Bemerkungen über diesen Punkt vorausschicken.

Über die nachembryonale Entwicklung des Zentralnervensystems der Insekten ist noch wenig bekannt (vgl. Korschelt und Heider 1890, p. 875). Im allgemeinen herrscht die Ansicht, daß die Veränderungen sehr gering sind. Johansen (1893, p. 471) schreibt über Vanessa urticae: „Diese Teile, die als äußeres und inneres Marklager, keilförmiges Ganglion usw. bezeichnet werden, können schon in frühen Stadien erkannt werden und lenken die Aufmerksamkeit in keiner Weise auf sich, da dieselben sich nur zu vergrößern scheinen, indem die sie zusammensetzenden Elemente sich vermehren.“ Weismann ist der erste, der auf die histologischen Veränderungen des Zentralnervensystems während der Metamorphose hingewiesen hat. Bauer (1904) hat bei verschiedenen Insekten, auch bei Vanessa urticae, den Ausgangspunkt dieser Veränderungen in „Ganglienbildungsherden“ gefunden, von denen jedes Ganglion opticum zwei besitzt. Schon Viallanes (1882) hat diese Gebilde gesehen und das äußere als bourrelet perilaminaire, das innere als bourrelet intraganglionaire bezeichnet. Jedoch wurde ihm ihre Bedeutung nicht vollkommen klar, er hielt sie für Überbleibsel der Embryonalneuroblasten oder für Tracheenzellen. Johansen wie Bauer beschreiben lediglich eine Vergrößerung des bei der Raupe vorhandenen Ganglion opticum während der Metamorphose. Das gleiche berichtet Bauer von verschiedenen Hymenopteren und Dipteren. Es scheint also, daß die nachembryonale Entwicklung bei Tenebrio weitergehend ist als bei allen beschriebenen Insekten.

Der Ganglienbildungsherd der jungen Larve und seine Zweiteilung wurde bereits erwähnt. Gegen Ende des Larvenstadiums setzt nun eine sehr lebhafte Entwicklung des Ganglion opticum ein, indem beide Herde Zellen produzieren, der innere vornehmlich in distaler, der äußere vornehmlich in proximaler Richtung (Taf. VI, Fig. 3). Die große Zellansammlung, die infolgedessen beide Herde unmittelbar umgibt, hat zur Folge, daß sie sich auf den Schnitten durch intensive Färbung mit Hämatoxylin sofort zu erkennen geben. Vor der Menge kleiner Zellen ist es auf Schnitten gewöhnlicher Dicke (7,5 μ) schwer möglich, die in der Mitte gelegenen Bildungszellen (Neuroblasten) zu erkennen (Taf. VI,



Textfig. 18. Schema der Entwicklung der Nervenbündelschichte und des Facettenauges bei gleichzeitiger Resorption der Ozellen und Ozellarnerven von Tenebrio. — I Stadium bei beginnender Verpuppung. *ä.M.* äußere Fibrillärmasse (Marklager) des Ganglion opticum, *Ro* Reste der Larvenozellen auf der Wanderung in proximaler Richtung, *Ph.* Phagocyten, *E* Epidermis, *Ct.* Cuticula. — II Stadium einer jungen Puppe. Die Reste der Ozellen sind auf das Ganglion opticum zu gerückt, der Ozellarnerv ist durch Phagocyten resorbiert, es bildet sich die Nervenbündelschichte. In der Epidermis Sinneszellengruppen. — III Stadium einer reifen Puppe. *i.M.* innere Fibrillärmasse, *i.K.* innere Kreuzung, *m.M.* mittleres Marklager, *ä.K.* äußere Kreuzung, *ä.M.* äußeres Marklager, *Ro.* Reste der Larvenozellen, *Nb.* Nervenbündelschicht, *Fa.* Facettenauge, *Ct.* Cuticula (Cornea).

Fig. 3). Die Zellen der äußeren Fibrillärmasse (Lamina ganglionare) werden allein von dem äußeren Bildungsherd abgespalten, jedoch erst ziemlich spät; lange Zeit bildet der äußere Herd das distale Ende des Ganglion opticum. Deshalb entsteht auch die äußere Fibrillärmasse selbst erst spät (in Taf. VI, Fig. 3, *ä. M.* sind erst die Anfänge zu sehen). Die Zellen der mittleren Fibrillärmasse werden von den oralen Teilen beider Herde gebildet (Taf. VI, Fig. 3, *m. M.*). Es ist daher das mittlere Marklager bereits ziemlich groß. Die Zellen der inneren Fibrillärmasse endlich werden von den aboralen Teilen beider Herde gegildet (Taf. VI, Fig. 3, *i. M.*). Das innere Marklager ist verhältnismäßig am weitesten vorgeschritten. Der innere Herd scheidet eine geringe Anzahl Zellen in proximaler Richtung ab; sie bilden die Grenze zu den Protocerebralloben. Die beiden Kreuzungen sind in ihren Anfängen bereits zu erkennen; sie scheinen dadurch zustande zu kommen, daß die Achsenfortsätze aus den Zellen in dem Bildungsherd abgekehrter Richtung hervortreten.

3. Stadium, bald nach erfolgter Verpuppung. Die Epidermiszellen haben sich in regelmäßigen Abständen zu Sinneszellengruppen zusammengeschart (Ommatidien; Textfig. 18 II). Auf deren weiteres Schicksal gehe ich nicht ein, sondern verweise auf Johansen, mit dessen Befunden es im wesentlichen übereinstimmt. Nur eines sei erwähnt: die vier am weitesten distal gelegenen Zellen des Ommatidiums, die nach Johansen als Sempersche Zellen anzusprechen sind, bilden bei Tenebrio in gleicher Weise wie bei Vanessa haarartige über die übrigen Zellen hervorragende Fortsätze. Johansen hält „diese Fortsätze für protoplasmatische Häutungshärchen, die, nachdem sie ihre Aufgabe erfüllt, eine Lockerung zwischen Puppenhülle und Epidermis herbeigeführt zu haben, wieder in den Leib ihrer Zellen eingezogen werden.“ Diese Deutung kann für Tenebrio nicht akzeptiert werden, da hier jeder Gruppe von Härchen (jedem Ommatidium) ein Porenkanal der Puppencuticula entspricht. Diese Porenkanäle erweitern sich an der proximalen Seite flaschenförmig zur Aufnahme eben dieser Zellfortsätze. Schon Landois und Thelen (1867, p. 37) haben diese Kanäle entdeckt. „Die Ausbildung der Porenkanäle hält mit der fortschreitenden Entwicklung der einzelnen Augenabteilungen (= Ommatidien) gleichen Schritt.“ Und zwar eilt der aborale Teil des Komplexauges in dieser Hinsicht dem oralen voraus.

Im proximalen Teil des Ommatidiums befinden sich die Retinulazellen, deren Fortsätze durch Poren der Basalmembran in die Kopfblase treten. Im Raume zwischen der Augenanlage und dem Ganglion opticum finden wir an Stelle der seitherigen Ozellarnerven Ansammlungen von Fett und Phagocyten, die strangartig die beiden Teile verbinden (Textfig. 18 II). Wir haben die Anlage der Nervenbündelschicht vor uns, die jetzt noch bedeutend länger ist als bei der Imago. JOHANSEN (p. 472) findet bei Vanessa, daß „die Nervenbündelschicht aus zwei primitiven Bündeln, einem dorsalen und einem ventralen, hervorgeht". Das gleiche gilt für Tenebrio und es liegt die Vermutung nahe, daß diese Bündel aus dem Ozellarnerven hervorgehen. In unserem Stadium sind die Ozellen bereits bis nahe vor die äußere Fibrillärmasse gewandert (Textfig. 18 II). Die von den Ozellarnerven übrig bleibenden Bündel werden von Phagocyten umgeben und resorbiert. Man darf ihnen wohl die Aufgabe zuschreiben, Richtlinien für die Entwicklung der neuen Nervenbündel zu bilden. Denn zwischen ihnen treffen die Fortsätze der Retinulazellen auf Fasern, die aus bipolaren Zellen am Rande des Ganglion opticum hervorwachsen und sich mit jenen vereinigen. Der proximale Fortsatz der bipolaren Zelle bildet dendritisch verästelnd die erste Fibrillärschichte (Lamina ganglionare). Bei der Imago scheinen diese Bildungszellen der Nervenbündelschicht zu verkümmern, so daß die Fasern ununterbrochen vom Ommatidium bis zur äußeren Fibrillärmasse verlaufen. An dieser Stelle ist bei der Puppe eine derartige Mischung von Nähr- und Ganglienzellen vorhanden, daß eine scharfe Trennung undurchführbar erscheint. Das Ganglion opticum ist in diesem Stadium bereits etwas größer als im vorhergehenden, die Anordnung der Teile bleibt aber dieselbe.

4. Stadium: Imago. Das Facettenauge hat sich in proximaler, das Ganglion opticum in distaler Richtung bedeutend vergrößert, so daß die Nervenbündelschicht sich stark verkürzt hat (Textfig. 18 III). Die Überreste der Larvenozellen wurden dabei wieder peripherwärts gedrängt, zugleich auch etwas in aboraler Richtung verschoben. — An Hand der Fig. 4, Taf. VI sei das imaginale Ganglion opticum kurz beschrieben:

Die Nervenbündelschicht ist gedrängt, oben kurz, nach unten ziemlich länger. Zwischen den Fasern liegt eine Anzahl länglicher, zum Teil pigmentführender Zellen, die als Stützzellen dienen, vielleicht auch das allmählich weniger werdende Pigment

der Ozellenüberreste dem Facettenauge zuführen. Die Körnerschicht (*Z. ä*) ist ziemlich zellenreich. Am Rande setzen sich die Zellen kontinuierlich als Belag fort. Die Molekulärschichte (1. Fibrillärmasse) ist becherförmig, im Schnitt sichelförmig (*ä. M.*), die konkave Seite nach innen gekehrt. Am Rand wird sie von den Resten des äußeren Ganglienbildungsherdes umgeben. Ihre Struktur erinnert an die bekannte Zentralkörperstruktur: radial angeordneter Wechsel von Glomerulenmassen und Fasern. Doch ist der Wechsel hier so häufig, daß die Masse auf Sagittalschnitten einem Sieb gleicht. Es ist wahrscheinlich, daß die Zahl der eintretenden Faserbündel (Löcher des Siebes) in einem bestimmten einfachen Verhältnis zur Zahl der Ommatidien steht. Die Ganglienzellenschicht Bergers besteht aus wenigen zwischen der Kreuzung gelegenen größeren Zellen. Die äußere Kreuzung (Chiasma esterno) ist sehr deutlich und nimmt einen ziemlich großen Raum in Anspruch (*ä. k.*). Die zweite Fibrillärmasse (äußeres Marklager Bergers) steht mit ihrer Längsachse annähernd senkrecht auf der Längsachse der ersten Fibrillärmasse. Sie ist napfförmig, auf Sagittal- und Horizontalschnitten bohnenförmig (*m. M.*), die konkave Seite aboralwärts gewendet. Die Zellen der zweiten Fibrillärmasse sind äußerst zahlreich und sehr klein, sie stehen überaus dicht größtenteils an der oralen Seite der Fasermasse (*Z. m.*). Sie besitzen sehr deutliche radial angeordnete Einströmungen in die Fibrillärmasse. Sagittalschnitte zeigen, wie sich der ganze Lobus opticus an dieser Stelle an die Form dieses Gebildes anpaßt, indem er auf der oralen Seite stark gewölbt, an der aboralen eingebuchtet ist. Die zweite Fibrillärmasse selbst besteht aus überaus feiner Glomerulensubstanz, die eine Schichtung in sieben abwechselnd mehr oder weniger dichte Lagen und zugleich eine die Schichtung kreuzende Radialfaserung aufweist Auf der aboralen Seite liegt ein eigentümlicher weniger dichter Anhang, der distal eng mit der eigentlichen Fibrillärmasse zusammenhängt und proximal kontinuierlich in das innere Marklager übergeht. Er besitzt eine dorsoventrale Schichtung.

Die dritte Fibrillärmasse (inneres Marklager Bergers) ist halbmondförmig und hängt durch einen Stiel direkt mit den Protocerebralloben zusammen. Ihre Zellen sind auf der oralen Seite größer und weniger dicht als auf der aboralen (*Z. i.*). Zwischen der mittleren und inneren Fibrillärmasse findet sich die zweite oder innere Kreuzung (*i. k.*). Über den Verlauf der Neurone

verweise ich auf das bei Periplaneta Gesagte, was sich bei Tenebrio durchaus bestätigt (vgl. Textfig. 11).

Zum Schluß bin ich noch einige Worte der Erklärung schuldig, warum ich die von BERGER und VIALLANES eingeführte und von BERLESE übernommene Nomenklatur beibehalten habe, ohne mich um die Reformversuche neuerer Autoren zu kümmern. Das Ganglion opticum aller höheren Arthropoden weist die beschriebenen drei Fasermassen auf. Man bezeichnet sie zweifellos am einfachsten als äußere, mittlere und innere Fibrillärmasse (CARRIÈRE 1885; JONESCU, PIETSCHKER, BÖTTGER). Die äußere Masse entspricht dann der Molekulärschichte BERGERS, die mittlere seinem äußeren, die innere seinem inneren Marklager. Rechnen wir die zu jeder Fasermasse zugehörigen Ganglienzellen dazu, so können wir in erstes, zweites und drittes Ganglion opticum einteilen (RADL 1902; BAUER 1904). Das erste entspricht dann der Lamina ganglionare (BERLESE nach VIALLANES). Es ist nun, wie bereits BERGER bei Squilla mantis und VIALLANES bei Astacus fluviatilis bemerkt haben, bei den podophtalmen Krebsen außer diesen drei charakteristischen Ganglien noch ein weiterer Nervenplexus in den Augenstiel verlagert. Dieser Teil hat freilich keine so ausgeprägte Struktur, auch sollen die aus der dritten Fibrillärmasse kommenden Fasern größtenteils ohne Kreuzung oder Aufsplitterung hindurchtreten. K. C. SCHNEIDER (1902, p. 482) beschreibt bei Palämon squilla diese Masse als „Knoten“ des Ganglion opticum. Er zählt von innen nach außen, so daß er diesen den Krebsen eigentümlichen Teil als ersten, die innere Fibrillärmasse als zweiten, die mittlere Fibrillärmasse als dritten, die äußere Masse endlich als vierten Knoten des Ganglion opticum bezeichnet. Die letztere Masse mit den zugehörigen Zellen nennt er in Übereinstimmung mit BERGER Retinaganglion. JOHNAS (1911, p. 251) behandelt in seiner Arbeit über das Facettenauge der Lepidopteren auch die optischen Ganglien derselben. Er unterscheidet angeblich im Anschluß an SCHNEIDER vier Ganglien (jedoch von außen nach innen gezählt): das Retinaganglion, das periphere oder erste Opticusganglion, das zweite Opticusganglion und das dritte Opticusganglion oder Zentralganglion. Da er natürlich den ersten Knoten SCHNEIDERS, der den höheren Krebsen eigentümlich ist, bei den Lepidopteren nicht fand, so rückte er, wohl ohne es zu wissen, die vier Teile SCHNEIDERS um einen hinaus: das Retinaganglion SCHNEIDERS und BERGERS wird zum ersten Ganglion opticum, womit er sich zufällig wieder in Übereinstimmung mit RADL und BAUER befindet. JOHNAS Retinaganglion hingegen „nimmt den ganzen Raum direkt unter der Basalmembran ein und entspricht der Nervenbündelschicht RADLS“ (sowie aller übrigen Autoren). Ich sehe es als verfehlt an, diese wesentlich aus den Fortsätzen der Retinulazellen bestehende Schicht überhaupt als Ganglion zu bezeichnen. Die distal unter der Basalmembran gelegenen Kerne sind nach JOHNAS eigenem Befund Neurilemmkerne; die proximal gelegenen Zellen (unsere Körnerschichte der Lamina ganglionare) gehören zur äußeren Fibrillärmasse, wie schon BERGER erkannt und KENYON bewiesen hat. Daß JOHNAS

das dritte Opticusganglion als Zentralganglion bezeichnet und proximal davon noch einen besonderen Lobus opticus des Gehirns unterscheiden will, halte ich für ungerechtfertigt [1]). Ich stimme mit JOHNAS darin überein, daß es auch mir „kaum berechtigt erscheint, eine an sich klar liegende Sache durch eine direkt sinnverwirrende Nomenklatur zu verquicken“. Aus diesem Grunde habe ich an den Bezeichnungen von CARRIÈRE, JONESCU, PIETSCHKER und BÖTTGER festgehalten, die sich mit denjenigen BERLESEs leicht vereinigen lassen.

Zentralkörper.

Der Zentralkörper des Mehlkäfers ist nach dem bereits oben besprochenen allgemeinen Typus gebaut: zweigeteilt in oral-aboraler Richtung, acht geteilt in sagittaler Richtung. Er ist eingebettet in eine Menge Faserstränge, die ihn mit anderen Gehirnteilen verbinden. Es sind im wesentlichen dieselben Verbindungen, wie sie bei Periplaneta gefunden wurden. Besonders auffallend tritt eine Verbindung mit der parosmetischen Masse hervor, deren Zellen dem deuterocerebralen Belag angehören (Taf. VI, Fig. 4, *c. o.*). Bei der Imago tritt der Zentralkörper durch einen großen, an seiner aboralen, konvexen Seite vorbeiziehenden Faserzug mit dem neugebildeten Ganglion opticum in Verbindung. Dieses wichtige Sinneszentrum bildet wohl die Hauptursache der Vergrößerung des Zentralkörpers während der Metamorphose. Der Zentralkörper der Larve besteht aus acht Glomerulenballen, die in oral-aboraler Richtung gleiche Ausdehnung besitzen, während sie in dorsal-ventraler Richtung nach außen an Größe abnehmen. Auf der ventralen Seite ist er durch ein homogenes Band von Neuropil sozusagen unterstrichen. Dieses Band vergrößert sich während der Metamorphose beträchtlich. Es wird dicker und nimmt auch an Breite zu, wobei es sich vor die Hauptmasse schiebt. Dieser Teil weist bei der Imago ebenfalls die Achtteilung auf, welche jedoch nicht mit der Teilung des hinteren Abschnitts korrespondiert. Bei der Imago finden wir daher im Prinzip die gleichen Verhältnisse wie bei Periplaneta, nämlich daß einerseits sieben Bündel aus der Antennalkommissur, andererseits sieben Bündel aus der optischen Kommissur eintreten. Dazu kommt noch die deutliche Verbindung mit der inneren Glomerulenmasse der Becher (Taf. VI, Fig. 4, *p. c.*), sowie mit der Brücke. Dorsal in der Längsrichtung ziehende Fasern

---

1) Unrichtig ist natürlich die Identifizierung des ersten Opticusganglion mit dem pilzhutförmigen Körper BERGERs (JOHNAS 1911, p. 253).

gehen in die Schlundkonnektive und verbinden den Zentralkörper mit Unterschlundganglion und Bauchmark. Eine Anzahl Fasern verlieren sich in den mächtigen Protocerebralloben, ein Teil läßt sich auch zu den während der Metamorphose stark vermehrten Belagzellen des Protocerebrums verfolgen. Bei der Imago ist die Struktur des Zentralkörpers viel weniger kompakt, die einzelnen Teile lösen sich bei starker Vergrößerung in zahlreiche Glomerulen auf, zwischen denen kleinere Faserbündel verlaufen. Ventral in dem Winkel der umbiegenden Stiele findet sich noch jederseits eine kleine, rundliche Glomerulenanhäufung, wie wir sie analog auch bei Periplaneta gefunden haben. — Die Tatsache der Vergrößerung und Differenzierung des Zentralkörpers gleichzeitig mit der Entwicklung eines neuen wichtigen Sinneszentrums vermag unsere oben aufgestellte Hypothese, die den Zentralkörper als ein primäres Reflexzentrum auffaßt, nur zu unterstützen (vgl. p. 310).

Brücke und Pars intercerebralis.

Die Brücke stimmt in ihrer Lage ganz mit derjenigen der Küchenschabe überein, sie liegt hinter dem Zentralkörper direkt vor der medianen Einschnürung des Protocerebrums. Auch die Brücke erfährt eine bedeutende Entwicklung während der Metamorphose. Die Brücke der Larve besteht aus einer sehr unbedeutenden jederseitigen Glomerulensubstanz, die median erst durch einen ganz dünnen Streifen mit dem entsprechenden Gebilde der gegenüberliegenden Seite zusammenhängt. Bei der Puppe ist die Substanz der Brücke etwa verdreifacht, worauf nur noch eine geringe weitere Zunahme stattfindet. Erst bei der Puppe zeigt die Brücke die charakteristische Hufeisenform, welche mit der nach hinten und unten gerichteten konkaven Seite die Zellen der Pars intercerebralis posterior einschließt. Aus diesen Zellen zeigt sie auch sehr deutliche Einströmungen, die sich zum Zentralkörper fortsetzen. Weniger klar als bei Periplaneta ist die streifige Anordnung der Glomerulensubstanz, dagegen treten einige fein ausgezogene Fortsätze in der Richtung zum Zentralkörper hervor. Im Verhältnis zur Masse des ganzen Gehirns übertrifft die Brücke des Mehlkäfers diejenige der Küchenschabe; nimmt man aber das Verhältnis der optischen Ganglien zum Maßstab, so schließt sich die Brücke diesem Verhältnis an. Eine sehr deutliche Kommissur zum Lobus opticus verläuft an der Grenze der Belagzellen der

Protocerebralloben. Sowohl diese Befunde als insbesondere die bedeutende Entwicklung der Brücke während der Entwicklung der optischen Ganglien bestätigen meine oben aufgestellte Hypothese, daß die Brücke ein optisches Zentrum ist, das die Vereinigung der Eindrücke der beiden Komplexaugen (eventuell auch mit denjenigen der Ozellen) zur Aufgabe hat.

Der mittlere Teil des Zellenbelags des Protocerebrums, welcher seitlich durch die pilzförmigen Körper und weiter unten durch die Ausläufer der Brücke begrenzt ist, wird als Pars intercerebralis bezeichnet (Taf. VI, Fig. 1). Er geht nur auf der Unterseite, wo seine Zellen kleiner werden, direkt in den übrigen Belag über. Den Teil oberhalb der Brücke möchte ich als Pars anterior (Taf. VI, Fig. 4, *P. a.*), den Teil unterhalb derselben als Pars posterior bezeichnen. Die Zellen der Pars intercerebralis zeichnen sich allgemein durch ihre besondere Größe aus, was besonders gegenüber den sie unmittelbar begrenzenden Becherzellen auffällt. Betrachten wir eine Horizontalschnittserie durch die Imago von oben, so erscheinen sofort die oberen Enden der rückläufigen Stiele als seitliche Grenzen der Pars intercerebralis. Zwischen ihnen befinden sich Riesenzellen, wie sie sonst nirgends im Gehirn vorkommen. Vermutlich besitzen sie sehr lange Ausläufer. Diese verlaufen in oral-ventraler Richtung unter der Oberfläche des Gehirns und direkt über dem Zentralkörper. Gleich darauf kreuzen sie sich und gehen der medianen Wand angeschmiegt in die Schlundkonnektive über (vgl. die analogen Befunde bei Periplaneta). Durch die steigende Zahl der Becherzellen werden die Zellen der Pars intercerebralis bis auf wenige mediane zusammengedrängt und oralwärts geschoben. Nach dem Verschwinden der Glomerulen der pilzförmigen Körper nimmt die Pars intercerebralis wieder den ganzen mittleren Raum ein. Zellen mittlerer Größe entsenden nunmehr jederseits zwei Bündel, die sich kurz vor dem Zentralkörper zum Riechstrang vereinigen (Taf. VI, Fig. 1 u. 4). Die Neuriten derselben endigen in den Glomerulen des Olfactoriusganglion, während die Dendriten in den Becherglomerulen zu suchen sind (vgl. Textfig. 12, Neuron 16). Sofort nach dem Verschwinden des Riechstrangs taucht die Brücke auf: wir kommen zur Pars intercerebralis posterior. Ihre Zellen sind kleiner als alle über ihr liegenden, sogar kleiner als die angrenzenden Belagzellen der Protocerebralloben. Sie zeigen deutliche Einströmungen zur Brücke und zum Zentralkörper. Es hat also die Pars intercerebralis eine dreifache Aufgabe durch ihre Fortsätze zu erfüllen: Verbindung von Zentralkörper mit

Unterschlundganglion und Bauchmark; Verbindung der Antennenzentren mit den pilzförmigen Körpern (vielleicht auch dem Zentralkörper); Verbindung des Zentralkörpers mit der Brücke und den Pilzen.

Obige Beschreibung galt für die Imago. Wie bereits mehrfach erwähnt, findet eine lebhafte Entwicklung der Pars während der Metamorphose statt. Natürlich geht dieser Vorgang Hand in Hand mit der Vergrößerung der Brücke und des Zentralkörpers. Der Riechstrang ist auch bei der Larve wohl ausgebildet, jedoch sind seine Zellen noch ziemlich kleiner als bei der Imago. Die imaginalen Riesenzellen der Pars anterior sind auch schon vorhanden, jedoch ebenfalls in etwas kleinerem und chromatinärmerem Zustande. Die Pars posterior zeigt eine starke Zunahme der Zellen, die sich aus einem jederseitigen Bildungsherd entwickeln.

Protocerebralloben.

Bisher wurden einzelne, in Form, Lage und Funktion spezialisierte Teile des Protocerebrums besprochen. Was noch übrig bleibt, soll unter dem allgemeinen Namen Protocerebralloben betrachtet werden. Dieser Rest ist bei Tenebrio verhältnismäßig viel umfangreicher als bei Periplaneta, wo die Spezialisierung bereits weiter fortgeschritten ist. Die Protocerebralloben bestehen aus Fasermassen (Punktsubstanz) und Belagzellen. Einzelne Faserbündel lassen sich nur selten vom Anfang bis zum Ende verfolgen. Wir wollen auch hier an Hand einer Horizontalschnittserie durch die Imago à 10 μ von oben her alles Wichtige vermerken.

Gleich der 1. Schnitt zeigt lateral vom rückläufigen Stiel die seitlichen Belagzellen der Protocerebralloben sowie eine deutliche Kommissur der Lobi optici. Schon auf dem 3. Schnitt finden wir jederseits von dem rückläufigen Stiel das in der Mitte brückenartig zusammenhängende Neuropil der Protocerebralloben, das auf der oralen Seite von den vorderen Belagzellen begrenzt wird. Auf dem 5. und 6. Schnitt sehen wir überaus deutlich die mediane Kreuzung der aus den Riesenzellen der Pars intercerebralis anterior in die Schlundkonnektive ziehenden Fasern, welche vermutlich Dendriten in den direkt unter ihnen liegenden Zentralkörper entsenden. Diese Faserbündel nehmen bis zum 10. Schnitt die Mitte ein, wo dann der Zusammenhang der beiden Loben verschwindet bis auf die den Zentralkörper um-

gebenden kommissuralen Fasern. Der 11. Schnitt trifft außer dem Zentralkörper und dem Balken den Zusammenhang der inneren Fibrillärmasse der optischen Loben mit den Protocerebralloben. Auf dem 12. Schnitt haben wir die Becherglomerulen und die Stiele. Die Loben verschmelzen hinter dem Zentralkörper aufs neue durch eine brückenartige Glomerulenmasse. Am Zentralkörper entlang zieht eine Kommissur der parosmetischen Masse. Der 13. Schnitt zeigt eine Verbindung des Ganglion opticum mit den äußeren Glomerulenballen der pilzförmigen Körper; neben dem Zentralkörper sind Teile des Riechstranges sichtbar. Auf dem 14. Schnitt zieht eine Kommissur der Lobi optici vor dem Balken vorbei. Die beiden folgenden Schnitte sind auf Taf. VI, Fig. 4 dargestellt. Der mediane Zusammenhang der Protocerebralloben wird durch den Riechstrang unterbrochen (*Rs*). Wir sehen eine starke Deuterocerebralkommissur (*Ko*) und eine Verbindung des Zentralkörpers mit den Becherglomerulen (*pc*). Auf dem 17. Schnitt verschwindet der Zentralkörper, die Loben verschmelzen aufs neue. Schon der 18. Schnitt zeigt die Brücke. Von unten wird der Zentralkörper durch eine optische Kommissur eingehüllt. Auf den nächsten Schnitten finden wir außer der Pars intercerebralis posterior deutliche Einströmungen der seitlichen Belagzellen des Protocerebrums in seine Loben. Mit dem 22. Schnitt verschwindet der mediane Zusammenhang des Gehirns überhaupt und bald darauf auch die Protocerebralloben.

Die Zellen des protocerebralen Belags unterscheiden sich von den Becherzellen und den Zellen des Ganglion opticum durch ihre Größe und ihre geringere Färbbarkeit. Wir können sie in einzelne Gruppen einteilen:

Laterale Belagzellen; sie beginnen am rückläufigen Stiel, wölben sich über die Becherzellen weg und stoßen lateral mit den Zellen des inneren Marklagers zusammen (Taf. VI, Fig. 4, *p. B.*).

Orale Belagzellen; sie liegen an der Vorderfläche des Gehirns in ziemlich dünner Schicht, gehen oben kontinuierlich in die lateralen Belagzellen über und grenzen seitlich an die Zellen des mittleren Marklagers.

Ventrale Belagzellen; sie liegen ventral von den pilzförmigen Körpern und gehen seitlich kontinuierlich in die lateralen Belagzellen über.

Die geschilderten imaginalen Verhältnisse sind bei der Larve in noch weniger entwickeltem Zustande ebenfalls vorhanden. Die oralen und ventralen Belagzellen sind etwa in derselben Zahl,

aber in geringerer Größe zu finden. Die Zahl der lateralen Zellen ist bei der Larve noch geringer und die schon vorhandenen sind kleiner, mit Ausnahme von einigen wenigen am dorsalen Rand gelegenen Riesenzellen, die nachher wieder verschwinden. Die Anlage der lateralen Belagzellen bei der Larve besitzt eine deutliche Kommissur (Taf. VI, Fig. 1). Die Fasermassen der Protocerebralloben werden bei der Metamorphose in die Breite gezogen.

Überraschenderweise sah ich einen Nerven, der seither allgemein als deuterocerebral gefunden wurde, hier vom Protocerebrum ausgehen, den Nerven zu den Darmganglien, speziell zum vorderen Darmganglion oder Pharyngealganglion. Er entsteht aus den Zellen des ventralen Belags der Protocerebralloben, verläuft schief nach vorn, biegt bei seinem Austritt aus dem Gehirn nach rückwärts, um in das nahe beim Gehirn gelegene Ganglion einzumünden. Diesen Verlauf fand ich sehr deutlich bei Larve und Imago. Die Darmganglien, deren zweites Paar neuerdings als Corpora allata bezeichnet wird, sind sehr groß ausgebildet und nehmen während der Metamorphose bedeutend zu. Da soeben eine Spezialarbeit von Nabert (1913) über diese Gebilde erschienen ist, in der Tenebrio ausführlich behandelt ist (p. 240—253), kann ich hierauf verweisen.

Das Deuterocerebrum (Deuterencephalon) und die Antennennerven.

Die 11gliedrige Antenne der Imago besitzt eine dicke Cuticula, die von zahlreichen Porenkanälen durchsetzt ist. Außerdem finden sich Grubenkegel und kleine blasse Haare, die weinglasartigen Kanälen aufsitzen (vgl. Röhler 1905, p. 2). Der sensible Antennennerv teilt sich im ersten Glied in zwei Teile und gibt gleich darauf auch die in ihm enthaltenen motorischen Bündel ab. Bis hierher ist also der Antennalnerv gemischt und enthält etwa 12 motorische Bündel. Zwischen Gehirn und Antenne lehnt er sich eng an die im Kopf liegende Muskulatur der Antenne an und gibt Fasern an sie ab. Der Antennalnerv der Larve zeigt ähnliche Verhältnisse. Sein Verlauf geht entsprechend der mehrfach erwähnten Lageveränderung des Gehirns mehr in oraler Richtung (Textfig. 17 *n. ol.*). Der Larve eigentümlich ist eine kurz vor der Antenne befindliche Anschwellung (Textfig. 16). Bei der Puppe habe ich dieses Gebilde nicht mehr gefunden. Hier wird der Nerv von Phagocyten umgeben und

wohl nicht nur innerhalb der Antenne, sondern auf seinem ganzen Verlauf allmählich neugebildet. Kurz vor seinem Eintritt ins Gehirn verschmälert er sich (Taf. 6, Fig. 4, *n. ol.*; wie dies auch schon bei anderen Insekten beobachtet wurde (Kühnle 1913).

Charakteristisch ist die sehr schöne Ausbildung der parosmetischen Masse, die bei Tenebrio eine größere Rolle zu spielen scheint als bei Periplaneta und den Hymenopteren. Sie liegt zwischen dem Balken und den Olfactoriusglomerulen. Bei der Larve ist sie kugelig, bei der Imago eiförmig in die Breite gezogen (Taf. VI, Fig. 1 u. 4, *p. M.*). Sie besteht aus ziemlich feinkörnigen Glomerulen und hängt durch einen zarten Stiel, der median von dem Balken mit einem gleichen Stiel der anderen Seite verschmilzt, mit der anderen Hemisphäre zusammen. Dieser Stiel geht von der Oberseite der Kugel aus und ist bei der Imago deutlicher ausgeprägt als bei der Larve. Mitten durch die Riechmasse tritt eine Kommissur durch, von der sich keine Verbindung mit der Masse selbst nachweisen ließ. An der Unterseite hängt die parosmetische Masse mit den Protocerebralloben zusammen. Von oben (bei der Larve auch von der Seite) findet deutliche Einströmung der Zellen des deuterocerebralen Belags statt. Auffallenderweise hängt die Masse nicht so eng wie bei Periplaneta mit den zugehörigen Olfactoriusglomerulen zusammen. Dagegen ist eine sehr starke Kommissur zu den Glomerulen der Gegenseite vorhanden. Nächst dieser ist am ausgeprägtesten die Faserverbindung zum Zentralkörper (Taf. VI, Fig. 4, *co*). Daraus würde sich als vielbenützter Weg die Verbindung Antenne — Glomerulen des Olfactorius — parosmetische Masse der anderen Hemisphäre — Zentralkörper ergeben. Außerdem gibt die parosmetische Masse Fasern an den Riechstrang ab und schickt ein ziemlich großes Bündel in die Protocerebralloben (eventuell Verbindung mit dem Ganglion opticum).

Von dem eigentlichen Lobus olfactorius gilt dasselbe wie von der parosmetischen Masse: er ist bei der Larve kleiner und rund, wird aber während der Metamorphose seitlich verbreitert. Die Glomerulen selbst unterliegen einer Umbildung. Bei allen Puppenschnitten sind die Glomerulenballen der Larve verschwunden und der Lobus olfactorius besteht aus einer fast homogenen Fasermasse, aus der sich erst allmählich die imaginalen Glomerulen herausdifferenzieren. Letztere sind größer und stehen weniger dicht als die larvalen. Die Zellen liegen bei der Larve in der Mehrzahl an der Vorderseite, um den Riechnerven herum einen stark nach vorn hervortretenden Lobus olfactorius bildend (Taf. VI, Fig. 1).

Bei der Imago liegen sie größtenteils seitlich an die Zellen der mittleren Fibrillärmasse angrenzend (Taf. VI, Fig. 4). Die sehr kleinen Larvenzellen vergrößern sich bedeutend und erhalten noch Zuwachs von einem seitlich gelegenen Bildungsherd aus. Dieser Herd ist bei der jungen Puppe in Tätigkeit (Taf. VI, Fig. 3, *d. H.*). Ein Teil der Larvenzellen scheint auch resorbiert zu werden.

Wir kommen also zu dem Resultate, daß auch das Deuterocerebrum ganz entsprechend der totalen Veränderung der Antennen einer bedeutenden Metamorphose unterworfen ist. Allerdings sind beide Stadien genau nach demselben Prinzip aufgebaut. Aber das Deuterocerebrum der Imago ist größer und offenbar höher ausgebildet. Während die Larvenantenne sich auf den Dienst der Bewegung und Ernährung beschränkt, dürfen wir die imaginale Antenne und ihr nervöses Zentrum, das Deuterocerebrum, als ein wichtiges Hilfsmittel zum Auffinden der Geschlechter und des Orts der Eiablage betrachten.

Tritocerebrum (Tritencephalon).

Das Tritocerebrum haben wir bei Periplaneta als ein scharf abgegrenztes, in sich geschlossenes Gebilde kennen gelernt. Im Gegensatz hierzu steht das Tritocerebrum des Mehlkäfers in engem Zusammenhang mit dem Deuterocerebrum, dem es sich ventral anschließt. Bei der Larve geht der Tritocerebralnerv (Labrofrontalnerv) gemeinsam mit dem Antennalnerv und Ozellarnerv vom Gehirn ab (Textfig. 17). Jedoch findet auch hier bald Trennung statt, zuerst des Tritocerebralnerven von den proto- und deuterocerebralen, sodann des Labralnerven vom Frontalnerven. Der Labralnerv liegt unter dem Frontalnerven und vereinigt sich in der Gegend des Frontalganglions mit dem aus dem Unterschlundganglion emporsteigenden Mandibularnerven (Textfig. 17). Beide gehen eine Strecke gemeinsam und bilden vor ihrer Trennung eine plattenförmige Ausbreitung in dorsoventraler Richtung. Dann steigt ein Teil zur Oberlippe (sensibler Labralnerv), ein zweiter Teil tritt in die Mandibel ein (sensibler Mandibularnerv), ein dritter Zweig geht rückwärts zur Muskulatur (motorischer Mandibularnerv). Die Muskeln der Oberlippe und die oberen Schlundmuskeln werden auch hier vom Frontalganglion aus innerviert; jedoch vermochte ich die sehr feinen Verästelungen nicht alle zu verfolgen (Textfig. 17). Der Frontalnerv geht am Frontalganglion vorbei und wendet sich dann im Bogen medianwärts,

um von vorn in dasselbe einzumünden. Auch bei der jungen Puppe lehnt sich der Mandibularnerv noch auf eine kurze Strecke eng an den Labralnerven an, bei der Imago haben sie sich jedoch getrennt. Während das Oberschlundganglion bei der Metamorphose sich nach vorwärts schiebt, bleibt das Frontalganglion an seinem Platze, so daß es bei der Imago sehr nahe vor dem Gehirn liegt. Die Frontalnerven gehen dafür mehr lateral ab und haben einen größeren Bogen zu machen, um vorn ins Frontalganglion zu gelangen.

Das Frontalganglion selbst zeigt bei der Larve eine ziemliche Ausdehnung in lateraler Richtung (Textfig. 17). Dagegen ist es in dorsoventraler Richtung sehr niedrig, wird aber während der Metamorphose höher. Der Querschnitt ist bei der Larve bohnenförmig, bei der Puppe elliptisch, bei der Imago kreisrund. Der Bau ist ähnlich wie bei Periplaneta: oben sehr große Zellen, darunter eine erst bei der Imago deutliche dünne Lage von Neuropil, in welcher sich die eintretenden zwei Frontalnerven und der Nervus reccurrens treffen. Nach unten beschließen wenige kleine Zellen das Ganglion. Vorn und an der Seite treten einige motorische Nerven aus (zum Labrum und zur Clypeopharyngealmuskulatur). Sie kommen von den Zellen des Ganglion frontale her, ihre Dendriten endigen vermutlich im Neuropil desselben.

Das Tritocerebrum selbst ist verhältnismäßig gut ausgebildet. Die Grundmasse, in welcher die Glomerulen des Deuterocerebrums eingebettet liegen, setzt sich in ventral oraler Richtung nach einer kleinen Einschnürung in eine ellipsoidische Masse fort, in der sich zahlreiche, aber viel kleinere Glomerulen befinden. Dennoch sind diese Tritocerebralglomerulen verhältnismäßig größer als bei Periplaneta. Sie zeigen eine kortikale Anordnung um den eintretenden Labrofrontalnerv. Die Zellen beschränken sich bei der Larve auf eine nicht sehr große Zahl mittlerer Zellen an der Dorsalseite; an der Lateralseite befindet sich ein kleiner Bildungsherd. Dieser Herd verwandelt sich während der Metamorphose in eine ansehnliche, dichte Gruppe kleiner Zellen, die sich von der Seite und von vorn zwischen die Glomerulen des Deutero- und des Tritocerebrums eindrängen und sehr schöne Einströmungen ins Tritocerebrum aufweisen. Vor ihnen finden sich noch die schon bei der Larve vorhandenen größeren Zellen. Die Faser- und Glomerulenmasse des Tritocerebrums selbst zeigt eine entsprechende Vergrößerung. Bei der Imago sind an der ventralen Wand die Glomerulen kleiner, so daß die Struktur der unteren

Seite das gewöhnliche Aussehen der Punktsubstanz hat. Zwischen dieser und der lateralen Seite, die größere Glomerulen besitzt, mündet der Labrofrontalnerv ein und verteilt sich in die Fasermasse.

Nach unten, sich den Schlundkonnektiven vorn anschließend, geht die Tritocerebralkommissur ab; sie liegt etwa in der Mitte zwischen Ober- und Unterschlundganglion nnd ist bei Larve und Imago gleich gut ausgebildet. Ihre Fasern entspringen auf der einen Seite aus den Zellen des tritocerebralen Belags, entsenden hier vermutlich Dendriten in die Glomerulenmasse und haben ihre Endbäumchen in den |Tritocerebralglomerulen der Gegenseite. Diese Kommissur entspricht in ihrer Lage der zweiten Tritocerebralkommissur von Periplaneta. Der ersten Tritokommissur der Küchenschabe entsprechend sah ich bei der Larve jederseits ein sehr feines Bündel abgehen, das sich in die untere Pharyngealmuskulatur einsenkt. Ob auch hier wie bei Periplaneta einige Fasern kommissural auf die Gegenseite übertreten, vermochte ich wegen der enormen Feinheit der Fasern zwischen den Muskeln nicht sicher festzustellen.

Natürlich gehen eine große Anzahl Fasern aus dem Tritocerebrum in die medial an ihm vorbeiziehenden Schlundkonnektive über. Andererseits tritt ein von oben her (Protocerebrum) zusammen mit den Fasern der Konnektive ankommender Strang in das Tritocerebrum ein.

Es hat sich somit gezeigt, daß das Tritocerebrum bei Tenebrio sehr gut ausgebildet ist, schöne Glomerulen besitzt, sich eng an das Deuterocerebrum anschließt und ebenfalls bei der Metamorphose sich in seinem Bau umgestaltet.

Unterschlundganglion.

Die Schlundkonnektive von Tenebrio sind kurz. Das Unterschlundganglion liegt direkt unterhalb des Ösophagus, bei der Larve größtenteils im ersten Thorakalsegment, bei der Imago in den Kopf vorgerückt (Textfig. 14 u. 15). Es gleicht in Größe und Bau sehr dem ersten Thorakalganglion. Im wesentlichen besteht es aus jederseits einer spindelförmigen Ansammlung von Neuropil, die vorn von den Schlundkonnektiven, hinten vom Bauchmark umsponnen wird. Oral gehen die beiden Neuropilmassen median ineinander über, so daß das Ganze die Form eines Hufeisens hat, dessen konkave Seite nach rückwärts gewandt und von zahlreichen Querkommissuren erfüllt ist. Der vordere quer liegende Abschnitt

ist von besonders feinfaseriger Beschaffenheit. Das Neuropil wird umgeben von einem Belag von Zellen, die sich an einzelnen Stellen zu dickeren Polstern ansammeln: hinten zwischen der Einmündung der Bauchmarkstränge, vorn zwischen den Nerven der Mundgliedmaßen; außerdem ventral-lateral mit deutlichen Einströmungen. Zwei Stränge aus den Schlundkonnektiven durchsetzen das Ganglion in der Längsrichtung, ohne mit ihm in Verbindung zu stehen.

Jedem der drei Paare von Mundgliedmaßennerven entspricht eine besonders starke Querkommissur. In gleicher Weise wie bei Periplaneta geht der Mandibularnerv am weitesten dorsal und medial ab, der Maxillarnerv wenig mehr lateral und ventral: der Labialnerv endlich tritt von der Unterseite des Ganglions ab (Textfig. 14 u. 15). An der Hinterseite desselben fand ich auch die von HOLSTE (1910) bei Dytiscus beschriebenen Jugularnerven zur Bewegungsmuskulatur des Kopfes; sie sind jedoch außerordentlich zart.

Das Unterschlundganglion unterliegt während der Verwandlung einer mäßigen Vergrößerung. Es nehmen vor allem die einzelnen Zellen selbst an Größe zu; bei der Imago liegen besonders im ventral-oralen Teil des Belags zwischen den Mandibularnerven sehr große Zellen. Eine auffallende Vermehrung der Zahl der Zellen ist nicht zu konstatieren, es findet sich daher auch kein Bildungsherd in der vom Oberschlundganglion her bekannten Form.

Vorläufige Bemerkungen über den Maikäfer, Melolontha vulgaris und den Goldkäfer, Cetonia aurata[1].

Über diese beiden Käfer vermag ich nur wenige Mitteilungen zu machen. Beide Larven besitzen noch kein Ganglion opticum; bei beiden fand ich den beim Mehlwurm beschriebenen Bildungsherd wieder in ebenfalls ringförmiger Gestalt.

Die Imago von Cetonia besitzt ein sehr schönes Ganglion opticum, das Tenebrio noch übertrifft. Besonders deutlich sind die Kreuzungen zu sehen. Bei Tenebrio beschrieb ich einen lateralen Fortsatz der mittleren Fibrillärmasse. Dieser findet sich bei Cetonia mächtig ausgebildet und besitzt eine besondere Zellengruppe.

---

1) Näheres ist inzwischen erschienen im Zool. Anz., Bd. XLIII, Nr. 11.

Die pilzförmigen Körper dieser Käfer sind unter sich ähnlich, übertreffen aber beide den Mehlkäfer, Tenebrio, indem jederseits zwei Becher vorhanden sind. Die Angabe FLÖGELS (p. 583), daß Becherwandungen bei Melolontha nicht zu erkennen seien, erweist sich als unzutreffend. Die zahlreichen Becherglomerulen haben sich schon ringförmig um jeden Stiel gelagert. Die Stiele verlaufen getrennt nebeneinander. Auch die rückläufigen Stiele sind von Anfang an zweiteilig, jeder Teil ist für sich geschichtet. Die Balken greifen median über. Ihren komplizierten Bau kann ich noch nicht genauer beschreiben. Bei der Cetonialarve fand ich in der Mitte jeder Becherzellengruppe einen Ganglienbildungsherd. An einer Stelle waren drei Mitosen nebeneinander zu beobachten.

Beide Käfer besitzen einen Zentralkörper, der von Cetonia ist zweiteilig und hochgewölbt. Die Glomerulen des Olfactoriusganglions sind bei Cetonia besonders groß.

Zusammenfassung.

Der Übersicht halber möchte ich hier die wichtigsten Resultate meiner Untersuchungen kurz zusammenzufassen.

Küchenschabe:

Das Periplanetagehirn zeigt alle Teile in mittlerer Ausbildung und ist deshalb, da insbesondere auch das Tritocerebrum sehr deutlich hervortritt, vorzüglich zur Darlegung des typischen Baues des Insektengehirns geeignet.

Die pilzförmigen Körper zeigen mit besonderer Deutlichkeit die bisher kaum beachteten Becherglomerulen, deren Bedeutung in ihrer Faserverbindung mit allen wichtigen Teilen des Gehirns liegt.

Die Facettenaugen und Ozellen weisen entsprechend dem sexuellen Dimorphismus der Flügel einen Unterschied der Geschlechter auf, der in geringerem Maße auch das Ganglion opticum betrifft. Im übrigen zeigen die Geschlechter keinen Unterschied der Gehirne.

Die Ozellen stehen in Verbindung mit der Brücke, ebenso die Facettenaugen. Ich bin daher der Ansicht, daß die Brücke als optisches Zentrum aufzufassen ist, was sich ebenso wie der gemeinsame sexuelle Dimorphismus der Facettenaugen und Ozellen

ausgezeichnet mit der Hypothese vereinigen läßt, daß die Stirnozellen Hilfsorgane der Facettenaugen sind.

Der Zentralkörper empfängt die Dendriten kommissuraler Fasern aus allen Gehirngegenden; auch steht er mit den motorischen Zentren der Bauchganglienkette in direkter Verbindung.

Wenn wir die Insektengehirne vergleichend überblicken, finden wir, daß die Ausbildung des Zentralkörpers in umgekehrtem Verhältnis zu derjenigen der pilzförmigen Körper steht. Hieraus sowie aus der charakteristischen Struktur und Faserverbindung desselben schließe ich, daß der Zentralkörper ein Reflex- oder Assoziationszentrum erster Stufe, die pilzförmigen Körper ein Assoziationszentrum zweiter Stufe sind. Letztere sind der hauptsächlichste Sitz der komplizierten Instinkte und des Gedächtnisses.

Durch biologische Versuche wurde erwiesen, daß die Küchenschabe ein Gedächtnis besitzt.

Die Innervation der Antenne zeigt eigenartige Verhältnisse, indem das erste Glied besondere motorische und sensible Nerven besitzt, die einen komplizierten Verlauf haben.

Das Tritocerebrum besteht ähnlich dem Deuterocerebrum aus Zellen und Glomerulen. Außer der schon länger bekannten Tritocerebralkommissur wurde noch eine zweite nachgewiesen, die zugleich motorische Fasern der Schlundmuskulatur mit sich führt.

Mehlkäfer:

Das Gehirn von Tenebrio erleidet während der Metamorphose eine wesentliche Vergrößerung, Umgestaltung und Verlagerung. Fast gänzlich neugebildet werden das Ganglion opticum und die Brücke. Eine bedeutende Vergrößerung erfahren der Zentralkörper, die Protocerebralloben, das Deutero- und Tritocerebrum. Beinah unverändert erhalten sich die pilzförmigen Körper.

Die postembryonale Entwicklung der Brücke und des Zentralkörpers bringe ich in Zusammenhang mit der Neubildung des Lobus opticus, indem ich die Brücke als optisches Zentrum, den Zentralkörper als primäres Reflexzentrum betrachte.

Die Zellvermehrung geht von besonderen Bildungsherden aus, von denen zwei im Ganglion opticum und je einer im Deutero- und Tritocerebrum besonders deutlich sind.

Die pilzförmigen Körper haben noch keine ausgebildeten Becher, sie stellen ein Mittelglied zwischen Lepisma und Periplaneta dar (Textfig. 19).

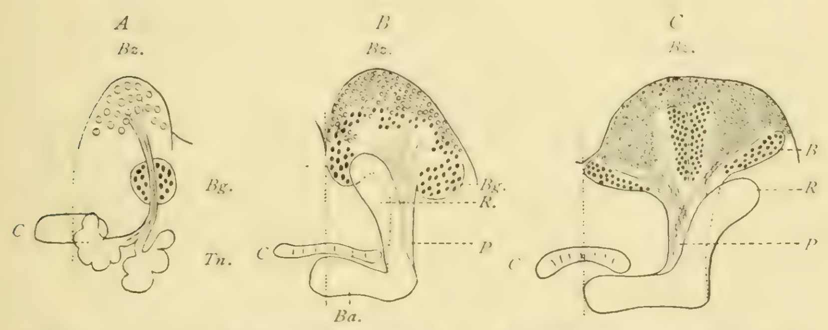
Für Tenebrio charakteristisch ist die schöne Ausbildung der parosmetischen Masse, die auch zahlreiche Faserverbindungen besitzt.

Der Pharyngealnerv entspringt auffallenderweise aus den Zellen des Protocerebrums.

Bei der Larve vereinigt sich der Labralnerv auf eine Strecke mit dem Mandibularnerven.

Zum Schluß möchte ich noch auf die phylogenetische Entstehung der pilzförmigen Körper eingehen, welche auch von früheren Autoren (H. E. ZIEGLER 1912, v. ALTEN 1910 und K. KÜHNLE 1913) berührt wurde; doch werde ich durch meine Untersuchungen an Periplaneta und Tenebrio die Beziehungen genauer verfolgen können. Das niederste, bisher untersuchte Insekt, Tomocerus flavescens TULLBERG, hatte jederseits eine Becherzellengruppe (KÜHNLE 1913). Die Achsenfäden verlaufen gemeinsam als primitiver Anfang der Pilzstiele bis in die Gegend des Zentralkörpers, wo sie sich zerstreuen. Dendriten sind kaum zu erkennen, es ist aber wahrscheinlich, daß solche vorhanden sind und in benachbarten feinfaserigen Massen enden, die nicht deutlich abgegrenzt sind. Lepisma saccharina zeigt nach den Untersuchungen BÖTTGERS (1910) wesentliche Fortschritte. Die Neuriten haben sich bereits organisiert zu zwei Gebilden, die er Trauben nennt (Textfig. 19 *A* : *Tn*). Er hält sie mit Recht für die Analoga der Stiele. Die Dendriten dieser Stiele gehen ebenfalls in ein abgegrenztes Gebilde, das sich dem Hauptstrang jederseits halbkugelig anlagert (Textfig. 19 *Bg*). Die Außenschicht bilden Glomerulen, während innen die Fasern aus dem Stiel eintreten. BÖTTGER sagt, daß die Fasern des großen Stranges (Stiel) „in die Glomerulen seitliche Dendriten entsenden, sodann in dem großen Faserstrange zu den Trauben gehen, in deren Fasermasse sich ihr Endbäumchen befinden muß; die genannten Dendriten treten in den Glomeruli mit den Endbäumchen der Neuriten in Verbindung, welche als Ausläufer von Assoziationszellen aus dem übrigen Gehirn kommen“. Es haben sich hier bereits die Vorläufer der Becherglomerulen als Verbindungsorgan der pilzförmigen Körper mit anderen Teilen des Nervensystems, also mit der Außenwelt herausgebildet. Ein Übergangsstadium zu den Bechern der höheren Insekten habe ich nun bei Tenebrio molitor vorgefunden (Textfig. 19 *B*). Der rückläufige Stiel und der Balken sind freilich schon in der charakteristischen Form ab-

gesondert[1]). Der bei Lepisma durch den Stiel in zwei Halbkugeln geteilte Glomerulenkörper ist bei Tenebrio auseinandergerückt, hängt jedoch durch eine Reihe einzelner Glomerulen zusammen. Ja diese Reihe ist in der Mitte bereits etwas dichter geworden, so daß eine Zweiteilung des ganzen Organs angedeutet ist (Textfig. 19 *B*). Wir haben also die primitiven Anfänge von zwei Bechern vor uns. Leicht läßt sich von hier aus die Weiterentwicklung denken, indem die beiden Stiele getrennt und von den Glomerulenmassen ringförmig umlagert werden, wie es Periplaneta zeigt (Textfig. 19 *C*). Bedingt wurde dieser Entwicklungsgang durch die sehr wachsende Zahl der Becherzellen und damit auch der Dendriten. So nahmen Becher und Stiele an Masse immer



Textfig. 19. Die pilzförmigen Körper *A* von Lepisma saccharina (kombiniert nach Böttger), *B* von Tenebrio molitor, *C* von Periplaneta orientalis zum Vergleich zusammengestellt. *C* Zentralkörper, *Bz.* Becherzellen, *P* Pilzstiel, *Bg.* Becherglomerulen, *Tn.* Trauben, *Ba.* Balken, *R* rückläufiger Stiel. Der rückläufige Stiel ist bei *B* etwas nach innen, bei *C* etwas nach außen verschoben (über die richtige Lage vgl. Textfig. 2).

mehr zu, bis bei den sozialen Hymenopteren der höchste Zustand erreicht wurde (vgl. v. Alten, Jonescu, Pietschker, H. E. Ziegler).

Die pilzförmigen Körper entwickeln sich in der Klasse der Insekten aus kleinen Anfängen zu großer Entfaltung und werden funktionell der wichtigste Teil des Gehirns, während die Zentralkörper relativ und absolut in der Größe zurückgehen, so daß ihre früher sehr erhebliche Bedeutung sich in gleichem Maße vermindert. In dieser Entwicklungsreihe lassen sich folgende Stufen unterscheiden:

1) Bei Forficula auricularia sind nach Kühnle (1913) beide Stiele noch dreiteilig.

1. Stufe: Apterygoten: Zentralkörper groß; Pilze primitiv.
   - Tomocerus flavescens: Pilze durch jederseits eine Becherzellengruppe mit Faserstiel angedeutet, Zentralkörper groß und schön gegliedert (H. E. ZIEGLER 1912, Fig. 3).
   - Lepisma saccharina: Pilze primitiv mit charakteristischen Verzweigungen der Stiele (Trauben), Zentralkörper groß, zweiteilig, untere Masse größer (Textfig. 19 *A*; BÖTTGER 1910, Textfig. 7 u. 8).
2. Stufe: Hemipteren, Dipteren, Libellen: Zentralkörper groß, Pilze unbedeutend.
   - Syromastes marginatus: Becher nicht nachweisbar, Homologon? Zentralkörper groß und schön ausgebildet (FLÖGEL 1878, Fig. 10).
   - Psila fimetaria: Becher nicht nachweisbar, Homologon? Zentralkörper sehr schön, zweiteilig, unterer Teil kleiner (FLÖGEL 1878, Fig. 9).
   - Musca vomitoria: Becherzellen nachweisbar, Astwinkel deutlich; Zentralkörper sehr schön, zweiteilig, unterer Teil kleiner (BERGER 1878, Fig. 22; FLÖGEL, p. 585).
   - Aeschna mixta: jederseits eine Gruppe Becherzellen; Zentralkörper groß, hoch gewölbt, doppelt (FLÖGEL Fig. 8; BERGER 1878).
3. Stufe: Coleopteren, niedere Hymenopteren ohne Kunsttriebe: Zentralkörper noch groß; Pilze in aufsteigender Ausbildung.
   - Procrustes coriaceus: Becherzellen jederseits in zwei Gruppen; Becherglomerulen noch ringförmig zusammenhängend; Zentralkörper groß, zweiteilig; das primitivste bekannte Käfergehirn (Zool. Anz., Bd. XLIII, Nr. 11).
   - Dytiscus marginalis: jederseits zwei Becherzellengruppen (Ganglienpakete LEYDIGS); Zentralkörper groß (BERGER 1878, Fig. 18; FLÖGEL, Fig. 4).
   - Tenebrio molitor: Keulentypus der Stiele, jederseits zwei Glomerulenmassen, Zentralkörper sehr breit, achtgliedrig, bei der Imago zweiteilig (Textfig. 19 *B*).
   - Cetonia aurata: Einfache Becher, komplizierte Stiele, Zentralkörper doppelt, hochgewölbt (Zool. Anz. 1914, p. 495).
   - Cynipiden: Keulentypus (ALTEN), Balken erkennbar (FLÖGEL); Zentralkörper größer als bei Uroceriden, dorsoventral eigentümlich zusammengedrückt, zweiteilig (v. ALTEN 1910, Fig. 12).

Tenthrediniden: Keulentypus (ALTEN), kaum schon Becher (FLÖGEL); Zentralkörper zusammengedrückt, zweiteilig (v. ALTEN, Fig. 7, Textfig. 3; FLÖGEL p. 573).

Uroceriden (Sirex gigas): Pilze weiter gebildet zum primitiven Schalen- oder Bechertypus; Zentralkörper kleiner als bei den Cynipiden, zweiteilig (v. ALTEN 1910, Fig. 14).

4. Stufe: Orthopteren, Lepidopteren: Zentralkörper noch groß; Pilze mit deutlichen Bechern.

Forficula auricularia: Becher primitiv, Stiele dreiteilig, kompliziert verlaufend; Zentralkörper schön groß, zweiteilig (H. E. ZIEGLER 1912, Fig. 4; FLÖGEL, Fig. 3; näheres bei KÜHNLE 1913).

Cossus ligniperda: Becher klein, aber deutlich (primitiver als Blatta); Zentralkörper verhältnismäßig groß (FLÖGEL, Fig. 5—7, 12).

Periplaneta orientalis: Becher schön mit Glomerulen, ohne Randwulst; Zentralkörper mittelgroß, zweiteilig, oberer Teil achtgliedrig (Fig. F_2; Textfig. 19 *C*; FLÖGEL, Fig. 1 und 11).

5. Stufe: Solitäre Hymenopteren mit Kunsttrieben Zentralkörper relativ kleiner, Becher der Pilze größer.

Pompilus viaticus: Pilze relativ kleiner als bei Formica. Zentralkörper relativ größer als bei Formica (FLÖGEL p. 570).

Osmia cornuta: Schöne Becher mit beginnendem Randwulst, Zentralkörper tritt zurück (v. ALTEN 1910, Textfig. 15; H. E. ZIEGLER 1912, Fig. 16). Ähnlich Xylocopa u. a.

6. Stufe: Soziale Hymenopteren: Zentralkörper klein, Becher der Pilze in höchster Entwicklung.

Apis mellifica: Große Becher mit Randwulst, bei den drei Formen verschieden. Zentralkörper verhältnismäßig klein, bei den drei Formen konstant (JONESCU 1909, Fig. 16 und 20; H. E. ZIEGLER 1912, Fig. 9 u. 10).

Camponotus ligniperdus: Pilze bei den drei Formen verschieden, am schönsten bei der Arbeiterin; Zentralkörper ziemlich klein, hochgewölbt, keine auffallenden Unterschiede bei den drei Formen (PIETSCHKER 1910, Textfig. 14; H. E. ZIEGLER 1912, Fig. 11—13).

Formica rufa: Pilze sehr groß, Becher mit Randwulst; Zentralkörper relativ klein, hochgewölbt (FLÖGEL, Fig. 2).

Vespa vulgaris: Pilze riesig entwickelt, geteilter Randwulst der Becher (Kelch); Zentralkörper klein (v. ALTEN, Textfig. 31; H. E. ZIEGLER 1912, Textfig. 18).

Literaturnachweis.

ALTEN, H. v., 1910, Zur Phylogenie des Hymenopterengehirns. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLVI.

BAUER, V., 1904, Zur inneren Metamorphose des Zentralnervensystems der Insekten. Zool. Jahrb., Anat., Bd. XX.

BELLONCI, 1881—1882, Intorno alla struttura e alle connessioni dei lobi olfactori negli Arthropodi superiori e nei Vertebrati. Reale Acad. dei Linci, ser. 3a, vol. XIII.

Ders., 1883, Sur la structure et les rapports des lobes olfactifs dans les Arthropodes supérieurs et les vertébrés. Archiv. Ital. Biolog., T. III.

BERGER, 1878, Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arbeiten a. d. Zool. Inst. Wien und Triest, Bd. I.

BERLESE, 1909, Gli Insetti, Volume primo.

BETHE, A., 1895, Studien über das Zentralnervensystem von Carcinus maenas. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIV.

Ders., 1897, Vergleichende Untersuchungen über das Zentralnervensystem der Arthropoden. PFLÜGERS Archiv, Bd. LXVIII.

Ders., 1897—1898, Nervensystem von Carcinus maenas. Arch. f. mikr. Anat., Bd. L und LI.

BINET, 1894, Contribution à l'étude du système nerveux sous-intestinal des insectes. Journ. d'Anat. et Phys., T. XXX.

BÖTTGER, 1910, Das Gehirn eines niederen Insekts, Lepisma saccharina L. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLVI.

BÜTSCHLI, 1912, Vorlesungen über vergleichende Anatomie.

CARRIÈRE, 1885, Die Sehorgane der Tiere.

Ders., 1887, Biolog. Zentralbl., Bd. V, Nr. 19.

DEEGENER, Prof. Dr. P., 1912, Handb. d. Entomologie, Kap. 2, Nervensystem.

DEMOLL und SCHEURING, 1912, Die Bedeutung der Ozellen der Insekten. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Phys., Bd. XXXI.

DIETL, M. J., 1876, Die Organisation des Arthropodengehirns. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. XXVII.

DUJARDIN, 1850, Mémoires sur le système nerveux des insectes. Ann. Sc. nat. Zool., sér. 3a, T. XIV.

FAIVRE, 1857, Du cerveau des Dytisques considéré en rapport avec la locomotion. Ann. Sc. nat. Zool., sér. 4a, T. 8.

Flögel, J. H. L., 1878, Über den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insektenordnungen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Suppl.-Bd. XXX.

Graber, 1887, Neue Versuche über die Funktion der Insektenfühler. Biolog. Zentralbl., Bd. VII, Nr. 1,

Haller, B., 1905, Über den allgemeinen Bau des Tracheatensyncerebrums. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXV.

Ders., 1907, Über die Ozellen von Periplaneta orientalis. Zool. Anzeiger, Bd. XXXI.

Hesse, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXX.

Ders., 1910, Der Tierkörper als selbständiger Organismus. Leipzig und Berlin.

Heymons, R., 1899, Über bläschenförmige Organe bei den Gespenstheuschrecken. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin.

Hofer, B., 1887, Untersuchungen über den Bau der Speicheldrüsen und des dazu gehörenden Nervenapparates von Blatta. Nova Acta Kais. Leop. Karolin. Deutsch. Akad. d. Naturf., Bd. LI, Nr. 6.

Holste, 1910, Das Nervensystem von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCVI.

Janet, 1905, Anatomie de la tête du Lasius niger. Limoges.

Johansen, 1893, Die Entwicklung des Imagoauges bei Vanessa urticae. Zool. Jahrb., Anat., Bd. V, 6.

Johnas, W., 1911, Das Facettenauge der Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCVII.

Jonescu, C. N., 1909, Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLV.

Kenyon, F. C., 1896, The brain of the bee. Journ. compar. Neurology, Vol. 6.

Ders., 1896, The meaning and structure of the so-called „mush room bodies“ of the hexapod brain. Americ. Natur., Vol. XXX.

Ders., 1897, The optic lobes of the bee's brain in the light of recent neurological methods. Americ. Natur., Vol. XXXI.

Koestler, M., 1883, Über das Eingeweidensystem von Periplaneta orientalis. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXIX.

Kolbe, 1893, Kenntnis der Insekten. Berlin.

Korschelt und Heider, 1890, Lehrb. d. vergl. Entwicklungsgesch. d. wirbellosen Tiere. Jena.

Kräpelin, K., 1883, Über die Geruchsorgane der Gliedertiere. Beilage zum Oster-Programm der Realschule Johanneum, Hamburg.

Kühnle, K., 1913, Das Gehirn, die Kopfnerven und die Kopfdrüsen des gemeinen Ohrwurms (Forficula auricularia). Jen. Zeitschr. f. Naturw, Bd. L.

Landois und Thelen, 1867, Zur Entwicklungsgeschichte der facettierten Augen von Tenebrio molitor L. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XVII.

Leydig, Fr., 1864, Vom Bau d. tierischen Körpers, Bd. I. Tübingen.

Ders., 1864, Tafeln zur vergleichenden Anatomie.

Liénard, V., 1880, Constitution de l'anneau oesophagien. Arch. de Biolog., Vol. I.

Link, E., 1908, Über die Stirnaugen einiger Lepidopteren und Neuropteren. Zool. Anz., Bd. XXXIII.

Ders., 1909, Über die Stirnaugen der Neuropteren und Lepidopteren. Zool. Jahrb., Anat., Bd. XXVII.

Ders., 1909, Über die Stirnaugen der hemimetabolen Insekten. Ibid.

Nabert, 1913, Die Corpora allata der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. CIV.

Nagel, W. A., 1894, Vergleichend-physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibl. Zool., Heft 18.

Newton, E. F., 1879, On the brain of the Cockroach (Blatta orientalis). Quart. Journ. of mikr. Science, Vol. XIX.

Pietschker, 1910, Das Gehirn der Ameise. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XLVII.

Police, 1909, Sulla discussa natura di alcune parti del sistema nervoso viscerale degli Insetti. Arch. Zool. Napoli, Vol. IV.

Radl, 1902, Über spezifische Strukturen nervöser Zentralorgane. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXII.

Rath, O. v., 1888, Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. XLVI.

Reitzenstein, 1904, Stirnaugen von Periplaneta orientalis und Cloëon. Zool. Jahrb., Anat., Bd. XXI.

Röhler, 1905, Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Insekten. Zool. Jahrb., Anat., Bd. XXII.

Rosen, v., 1913, Studien am Sehorgan der Termiten nebst Beiträgen zur Kenntnis des Gehirns derselben. Zool. Jahrb., Anat., Bd. XXXV[1]).

Schneider, K. C., 1902, Lehrb. d. vergl. Histologie d. Tiere. Jena.

Sinety, de, 1899, Remarques sur le système nerveux viscéral, le vaisseau dorsal et les organes génitaux des Phasmides. Ann. Soc. ent. Franc. Bull., Nr. 21.

Szymansky, 1912, Modification of the Innate Behavior of Cockroaches. Journ. of Animal Behavior, Vol. II, Nr. 2.

Viallanes, H., 1887, Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés: 1. Le cerveau du criquet (Oedipoda coerulescens et Coloptenus italicus). Ann. d. Sc. Nat. Zool., 7. Sér., T. IV.

Zawarzin, A., 1914, Histologische Studien über Insekten: IV. Die optischen Ganglien der Äschna-Larven. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. CVIII[1]).

Ziegler, H. E., 1912, Die Gehirne der Insekten. Naturw. Wochenschrift, Bd. XXVII, Nr. 28.

Ders., 1910, Der Begriff des Instinktes einst und jetzt. 2. Aufl.

1) Konnte nicht mehr berücksichtigt werden.

Figurenerklärung.

Allgemein gültige Bezeichnungen:

A.	Antenne.	
ä. B.	äußerer Becher.	
ä. H.	äußerer Ganglienbildungsherd	des Ganglion opticum.
ä. K.	äußere Kreuzung	des Ganglion opticum.
ä. M.	äußere Fibrillärmasse	des Ganglion opticum.
Ba.	Balken der pilzförmigen Körper.	
Bg.	Becherglomerulen der pilzförmigen Körper.	
Bm.	Bauchmark.	
Bz.	Becherzellen der Pilze.	
C.	Centralkörper.	
Co.	Kommissur vom Zentralkörper zur parosmetischen Masse.	
D.	Darm.	
d. H.	deuterocerebraler Ganglienbildungsherd.	
Dk.	Deuterocerebralkommissur, Antennalkommissur.	
Dz.	Zellen des Deuterocerebrums.	
Fa.	Facettenauge.	
G.	Glomerulen des Olfactorius- oder Antennalganglions.	
g. f.	Ganglion frontale.	
i. B.	innerer Becher.	
i. H.	innerer Ganglienbildungsherd	des Ganglion opticum.
i. K.	innere Kreuzung	des Ganglion opticum.
i. M.	innere Fibrillärmasse (Marklager)	des Ganglion opticum.
Ko.	Kommissur der Lobi optici und des Deuterocerebrums.	
Lb.	Labialnerv.	
Lb K.	Labialkommissur im Unterschlundganglion.	
L. o.	Lobus opticus.	
L. ol.	Lobus olfactorius.	
Lr.	Labralnerv.	
m. A.	motorischer Antennennerv.	
Md.	Mandibularnerv.	
m. M.	mittleres Marklager des Ganglion opticum.	
Mx.	Maxillarnerv.	
Mx K.	Maxillarkommissur im Unterschlundganglion.	
Mz.	Motorische Zellen des Deuterocerebrums.	

n. F.	Nervus frontalis.
no.	Nervus opticus.
noc.	Ocellarnerv.
n. ol.	Nervus olfactorius.
n. r.	Nervus recurrens.
P.	Pilzstiel.
P. a.	Pars intercerebralis anterior.
p. B.	Belagzellen des Protocerebrums.
p. c.	Kommissur der Pilze zum Zentralkörper.
P. i.	Pars intercerebralis.
Pl.	Protocerebralloben.
p. M.	parosmetische Masse.
P. p.	Pars intercerebralis posterior.
R.	rückläufiger Stiel der Pilze.
Ro.	Reste der Larvenozellen.
Rs.	Riechstrang.
S. K.	Schlundkommissur (konnektive).
T.	Tritocerebrum.
TK.	Tritocerebralkommissur.
Tr.	Tracheen.
U. G.	Unterschlundganglion.
Z. ä.	Zellen der äußeren Fibrillärmasse (Körnerschicht).
Z. f.	Zellen des Ganglion frontale.
Z. i.	Zellen der inneren Fibrillärmasse } des Ganglion opticum.
Z. m.	Zellen der mittleren Fibrillärmasse } des Ganglion opticum.

Erklärung der Tafelfiguren.

Die Schnitte durch Periplaneta sind in drei Richtungen geführt: Frontalschnitte F, Horizontalschnitte H, Sagittalschnitte S. Die Lage der Schnitte anderer Richtung ist bei einigen der Figuren durch Einzeichnung der Schnittlinie angedeutet.

Tafel IV.

Periplaneta orientalis ♀. Vergr.: 106 linear.

Fig. F_1: Frontalschnitt durch das Gehirn, trifft den rückläufigen Stiel *R*, den Balken *Ba*, den inneren Becher *i. B.* und die Glomerulen des Lobus olfactorius *G*.

Fig. F_2: Frontalschnitt parallel dem Schnitt Fig. F_1, jedoch tiefer; trifft den Pilzstiel *P*, den Zentralkörper *C*, die Brücke *B* und den Riechstrang *Rs*.

Fig. H_1: Horizontalschnitt durch die rechte Hemisphäre, trifft den rückläufigen Stiel *R*, die Becher und die Becherzellen *Bz*.

Fig. H_2: Horizontalschnitt durch die rechte Hemisphäre parallel dem Schnitt Fig. H_1, jedoch tiefer, trifft den Pilzstiel *P* und den rückläufigen Stiel *R*.

Tafel V.

Periplaneta orientalis ♀. Vergr.: 106 linear.

Fig. H_3: Horizontalschnitt durch das mediane Protocerebrum, parallel den Schnitten Fig. H_1, H_2, jedoch tiefer, trifft die Brücke *B* und den Riechstrang *Rs*. *V* an der Vorderfläche des Protocerebrums in die Schlundkonnektive hinabsteigende Bündel, vgl. Fig. S_3 u. H_4.

Fig. H_4: Horizontalschnitt durch das mediane Protocerebrum, parallel den Schnitten Fig. H_1, H_2, H_3, jedoch tiefer, trifft den Zentralkörper *C* und den Riechstrang *Rs*. *V* an der Vorderfläche des Protocerebrums absteigende Bündel, welche durch seitliche Ausläufer mit dem Ganglion opticum in Verbindung stehen.

Fig. S_1: Sagittalschnitt durch das Oberschlundganglion, trifft den rückläufigen Stiel *R*, den Pilzstiel *P*, die Glomerulen des Olfactoriusganglions *G*, die Schlundkommissur *Sk* und das Tritocerebrum *T*.

Fig. S_2: Sagittalschnitt durch das Ober- und Unterschlundganglion, parallel dem Schnitt Fig. S_1, jedoch mehr medianwärts gelegen, trifft den rückläufigen Stiel *R*, das Tritocerebrum *T* und die Schlundkommissur *Sk*.

Fig. S_3: Medianer Sagittalschnitt durch das Oberschlundganglion und das Frontalganglion, parallel den Schnitten Fig. S_1, S_2, trifft den Zentralkörper *C*, die Brücke *B* und den Balken *Ba*. *K* Kommissur der Protocerebralloben.

Tafel VI.

Horizontalschnitte durch Tenebrio molitor. Vergr.: 267 linear.

Fig. 1: Proto- und Deuterocerebrum der Larve nach der letzten Larvenhäutung, trifft die Pilze *P*, den Balken *Ba*, die parosmetische Masse *pM* und die Glomerulen des Olfactoriusganglions *G*.

Fig. 2: Anlage des Ganglion opticum bei der Larve nach der letzten Larvenhäutung.

Fig. 3: Anlage des Ganglion opticum bei Beginn der Puppenruhe, zeigt bereits die drei Fibrillärmassen.

Fig. 4: Linke Hemisphäre der Imago, zeigt das Ganglion opticum in vollendeter Entwicklung, die Pilze *P*, den Balken *Ba*, den Zentralkörper *C* und die parosmetische Masse *pM*.

Vergleichend anatomische Untersuchungen über den Darmkanal und das Herz einiger Arcaceen.

Von

Martin Matthias aus Herford i. W.

Mit Tafel VII—X und 5 Figuren im Text.

Wenn ich es unternehme, zur Kenntnis der Lamellibranchier, speziell der Gattung Arca etwas beizutragen, so glaube ich darauf verzichten zu können, eine ausführliche historische Entwicklung unserer Kenntnisse zu geben, zumal das erst in neuerer Zeit von verschiedener Seite aus geschehen ist (vgl. GROBBEN 1888, LIST 1902, THEILER 1907 u. a.). Ich werde mich vielmehr hauptsächlich an die neuere Literatur hierüber halten und vor allem meine eigenen Untersuchungen zur Darstellung bringen. Nur wenn es aus besonderen Gründen angezeigt schien, habe ich im Text an Ort und Stelle auf ältere Autoren zurückgegriffen. — Im übrigen beabsichtige ich auch nicht, eine auf alle Gesichtspunkte eingehende Monographie der Gattung Arca zu schreiben, sondern ich beschränke mich zunächst auf das Verdauungs- und Zirkulationssystem dieser Lamellibranchier und werde demnächst eine Bearbeitung des Exkretionssystems folgen lassen.

Bisher sind nämlich die Arcaceen noch nicht oft Gegenstand ausführlicher Untersuchungen gewesen, was wegen des primitiven Verhaltens dieser archaïstischen Formen wiederholt von verschiedenen Forschern bedauert worden ist; so von MARTINI-CHEMNITZ (1846) und ebenso von H. v. JHERING (1877, p. 65). Zwar gelegentliche Notizen über einzelne Organe, auch über die Schale und die phylogenetische Stellung der Arcaceen findet man in der Literatur über die Lamellibranchier nicht selten; größere Auslassungen aber sind nur spärlich vorhanden. Zu letzteren gehören die Arbeiten von POLI (1791—1795), MILNE EDWARDS (1858), v. JHERING (1877), GROBBEN (1888), MÉNEGAUX (1890), RAWITZ (1890—1892), NEUMAYR (1891), PELSENEER (1891) und THIELE (1902). Ausschließlich mit den Arcaceen befassen sich LAMY

(1907) vom konchyliologischen und systematischen Standpunkte und Theiler (1907) vom vergleichend anatomischen aus (über das Herz).

Um also diesem Mangel abzuhelfen und die Lücken in der vergleichenden Anatomie genannter beiden Organsysteme auszufüllen, die zweifellos wegen des primitiven Verhaltens der Arciden von großem Interesse sind, — zumal über die noch primitiveren Nuculiden schon seit Jahren eine ausführliche Arbeit von Stempell (1898) vorliegt —, habe ich dieses Thema zum Gegenstande meiner Untersuchungen gewählt.

Die Anregung zu dieser Arbeit verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. W. Stempell. Seine Güte verschaffte mir einen Arbeitsplatz auf dem von ihm neubegründeten und geleiteten Zoologischen Institute zu Münster i. W., seine Autorität auf dem Gebiete der Molluskenforschung wies mich in die richtigen Bahnen bezüglich der Stellung des Themas, und seinen Anleitungen und seinen jederzeit bereitwilligst gewährten Unterstützungen verdanke ich das Gelingen meiner Untersuchungen. Es ist mir deshalb eine große Freude, ihm auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen zu dürfen. Meinen besten Dank sage ich auch dem Assistenten am hiesigen Zoologischen Institut, Herrn Dr. Jacobfeuerborn für seine liebenswürdige Unterstützung bei der Anlage einiger Zeichnungen.

Das der vorliegenden Darstellung zugrunde liegende Material wurde teilweise von Herrn Prof. Dr. Plate in Chile, teilweise von Herrn Prof. Dr. Stempell an der Zoologischen Station zu Neapel gesammelt und konserviert. Beiden Herren bin ich demnach für die gütige Überlassung des Materials und die größtenteils vorzügliche Konservierung desselben verbindlichsten Dank schuldig. Die systematische Bearbeitung des Plateschen Materials wurde von Stempell vorgenommen und ist von ihm unter dem Titel: „Die Muscheln der Sammlung Plate“ in der Fauna Chilensis (Zool. Jahrb., Supplement IV, Bd. II, Heft 1, 1899) veröffentlicht worden.

Zur Untersuchung kamen folgende Arten:

1. Arca (Barbatia) Platei Stempell.
2. Arca (Barbatia) barbata (L.).
3. Arca lactea (L.).
4. Arca noae (L.).
5. Arca angulata (King.).

Die Untersuchung erfolgte mittels lückenloser Schnittserien, welche nach der von STEMPELL (1911, pag. 70, V 1.) angegebenen Methode entkalkt und gefärbt waren.

1. Verdauungssystem.

Die Mundöffnung liegt bei allen von mir untersuchten Arcaceen zwar an der typischen Stelle, ventral hinter dem vorderen Adduktor, zwischen diesem und dem dorsalen Vorderrande des Fußes, dem sogenannten Spinnfinger, sie kann aber in ihrer Lage zu dem Adductor anterior eine gewisse Variabilität aufweisen. Bald reicht sie noch ein mehr oder minder großes Stück unter den bezeichneten Muskel nach vorn, wie z. B. bei Arca (Barbatia) Platei (Fig. 1), oder sie beginnt erst hinter ihm, wie bei den meisten anderen Arca-Arten. Zum Teil hängt es natürlich auch von dem Kontraktionszustand des Tieres ab, in welcher Lage man auf Schnitten die Mundöffnung vorfindet. Zudem dürfte sie wohl, wenn auch nur in geringem Maße, auch etwas beweglich sein.

Ihre Form ähnelt durchaus einem Trichter, dessen seitliche Achse die mediane an Länge etwas überragt (vgl. Fig. 2). Der Trichter ist also in der Richtung von vorn nach hinten etwas plattgedrückt.

Vorn ventral wird die Mundöffnung völlig abgeschlossen und überragt von einer Oberlippe, die sich von vorn nach hinten in ihrer ganzen Ausdehnung über sie vorwölbt (vgl. Fig. 1 u. 2). Diese Oberlippe legt sich vorn ventral, meist schon unter dem Adductor anterior, in zwei seitlich von der Mediane gelegenen Wülsten an, die sich etwas weiter hinten in der Mediane vereinigen und miteinander verwachsen; nun natürlich nicht mehr als Wülste, sondern als wohlausgebildete Lappen, eben als Oberlippe.

In ähnlicher Weise sind auch die die Unterlippe bildenden Mundlappenteile vorn angewachsen, dorsal und nach innen von den vorigen und etwas weiter hinten. Sie vereinigen sich vor der Mundöffnung nicht, sondern hängen direkt mit dem Epithel der Mundöffnung zusammen. Hinter ihr indessen bilden sie zwar keine bedeutende, aber nichtsdestoweniger eine völlig geschlossene Unterlippe (vgl. Fig. 1), wie sie auch STEMPELL bei Solemya (vgl. STEMPELL 1899, p. 128) und IGEL bei Phaseolicama (vgl. IGEL 1908, p. 17) beschrieben haben. Fortsätze, die sich noch als laterale Wülste in die Mundöffnung selbst hinein erstreckten,

wie sie STEMPELL bei den Nuculiden gefunden hat (vgl. STEMPELL 1898, p. 380), habe ich bei keiner Arca entdecken können. Auch einen Mundtentakel besitzen die Arcaceen nicht.

Der Umstand, daß die Oberlippe vorn geschlossen ist und sich geschlossen über die ganze Mundöffnung nach hinten vorwölbt, ist wichtig für die Nahrungsaufnahme. Diese kann nur von hinten erfolgen, aus dem Winkel, den der vordere Teil des Fußes, der Spinnfinger, mit dem vorderen Teil des Körpers bildet (vgl. Fig. 1); eine Erscheinung, die mir auch das Vorhandensein eines hochprismatischen Flimmerepithels auf dem Dorsalrande des vorderen Fußes zu erklären scheint. Es werden eben alle Nahrungspartikelchen, die von diesem Flimmerepithel erfaßt werden in besagten Winkel hinein befördert und von da aus durch die Flimmerepithelien der Mundlappen und Lippen der Mundöffnung zugeführt.

Beide, die Oberlippe sowohl wie die Unterlippe, gehen nach hinten und lateral in die beiderseitigen Mundlappenpaare über, die Oberlippe in die äußeren, die Unterlippe in die inneren Mundlappen. THIELE weiß darüber folgendes zu berichten (1886, p. 245): „Die Mundlappen von Arca sind schmal, langgestreckt, bis zur Spitze festgewachsen und ziemlich dünn.“ Das ist für eine allgemeine Charakteristik etwas wenig, ich möchte deshalb noch einiges hinzufügen. Jederseits sind die Mundlappen zunächst mit ihren dorsalen Rändern verwachsen und an einer vorn schmaleren, hinten meist etwas bedeutendere Dimensionen erreichenden Achse dorsal suspendiert, die sich in langsam schräg dorsal ansteigender Linie von vorn nach hinten an der Außenseite der Viszeralmasse des Körpers angewachsen zeigt. Mit STEMPELL bezeichne ich diese Achse als „Mundlappenachse“ und finde (wie er bei den Nuculiden, vgl. 1898, p. 380), daß diese Achse weiter nach hinten dorsalwärts frei wird und sehr bald endet, indem die spitz zulaufenden Hinterenden der Lappen keine Verwachsung ihrer dorsalen Ränder mehr zeigen. Die Mundlappenblätter fassen infolgedessen von der Verwachsungsstelle ab eine schmale Rinne zwischen sich, die also schräg von hinten dorsal nach vorn ventral am Körper entlang zur Mundöffnung führt. Von der Stelle ab, an der die Achse oblitteriert, nehmen die Kiemenachsen ihren Anfang. Infofgedessen müssen die frei gewordenen Mundlappenblätter hinten divergieren. Sie gehen in der Tat immer weiter auseinander, verwachsen schließlich, das äußere Blatt mit dem Mantel-, das innere mit dem Körperepithel und gehen vollständig

in besagte Epithelien über, ungefähr in derselben Transversalebene, in welcher der Magendarm vorn den Magen verläßt (vgl. Fig. 1 *mgd*).

Morphologisch zerfallen die Mundlappen in einen glatten und einen geriefton Teil. Ersterer befindet sich vorn und ventral, letzterer hinten und mehr dorsal. Der glatte oder ungeriefte Teil geht nach vorn ohne deutliche Grenze in die Lippen über, und es könnte zweifelhaft erscheinen, ob man von Lippen und Mundlappen reden, oder für den ganzen Apparat nur eine dieser Bezeichnungen wählen soll. Nach THIELE (1886, p. 241) gibt BRONN an, daß die Mundlappen häufig durch stärker entwickelte Lippen vertreten sind (Arca, Pectunculus, Meleagrina). THIELE schreibt dann weiter: „Wenn man überhaupt die Bezeichnung „Lippen" festhalten will, so möchte ich sie jedenfalls nur dem mittleren ungerieften Teile beilegen, bei den genannten Gattungen ist nur immer der Endteil gerieft, und wenn dieser auch klein ist, so möchte ich für ihn doch auch hier die Bezeichnung Mundlappen wählen, diese sind aber in allen Fällen mit den Lippen verwachsen." Diesen Ausführungen THIELES ist wohl eine gewisse Berechtigung nicht abzusprechen. Ich schließe mich ihnen an, möchte indessen den ungerieften Teil, soweit er sich lateral vom Körper befindet, auch noch zu den Mundlappen gerechnet wissen (bei Arca) und nur den ventral bei der Mundöffnung gelegenen Teil, wie schon geschehen, als Lippen bezeichnen.

Da die Mundlappenblätter von Blutlakunen durchzogen werden (vgl. Fig. 3, 5, 6, 7), so können sie wohl auch geschwellt werden. Deshalb werden sie bald dünner, bald breiter erscheinen. Ich halte es aber für müßig, diese doch nur vorübergehenden Erscheinungsformen nach den einzelnen Befunden zu beschreiben, wie THIELE das in seiner speziellen Ansführung tut (vgl. THIELE 1886, p. 245). Auch in der Länge der Mundlappenachse und der Größe, der die Achse hinten überragenden und divergierenden Mundlappenenden sind bei den einzelnen Arcaceen vielleicht geringe Verschiedenheiten nachweisbar; dieselben erscheinen mir aber für eine genauere Ausführung nicht wichtig genug.

Ich will nur noch erwähnen, daß der geriefte Teil sein besonderes Gepräge zahlreichen parallelen Wülsten verdankt, den Riefen, die wieder der dorsalen Rinne parallel verlaufen und ventralwärts gerichtet sind. Diese Riefen sind geschwungene Gebilde, die in ihrer Mitte eine mehr oder minder tiefe Einbuchtung aufweisen (vgl. Fig. 6 u. 7), ventral ziemlich weit in die Rinne hineinragen und dorsal mit ihrem Epithel sehr nahe an

das äußere Mundlappenepithel herantreten. Das Bindegewebe tritt an letztgenannten Stellen sehr zurück und wird bei Arca lactea fast ganz verdrängt (vgl. Fig. 7).

Histologisch sind die Mundlappen sehr interessant. Am auffallendsten sind die zwei gänzlich voneinander verschiedenen Epithelien. Das äußere Epithel, ein durchweg gleichmäßig niedriges, ist aus niedrig prismatischen Zellen aufgebaut, die sich durch eine deutliche und ziemlich dicke Cuticula nach außen hin abgrenzen. Diese Zellen scheinen öfters geringe Mengen eines dunklen Pigmentes zu enthalten, wie das am deutlichsten hervorgeht aus Fig. 4, die ein Stück eines Transversalschnittes durch einen inneren Mundlappen von Arca (Barbatia) barbata L. darstellt. Hier sehen wir, daß die Zellen einen basalen rundlich-ovalen Kern enthalten und distalwärts mit erheblichen Pigmentmengen angefüllt sind. Auch birnförmige Drüsen, die vielleicht Mucindrüsen darstellen und sich mit Hämatoxylin tief dunkelblau färben, habe ich im äußeren Epithel eines äußeren Mundlappens der vorgenannten Art hin und wieder beobachtet (vgl. Fig. 3). Cilien oder Wimperbüschel indessen sind mir auf diesem Epithel nirgendwo zu Gesicht gekommen.

Hingegen ist das Epithel der einander zugekehrten, also inneren Mundlappenseiten immer (mit Ausnahme der dorsalen Einbuchtungen bei den einzelnen Riefen vgl. Fig. 6 u. 7) ein hochprismatisches und mit dicht stehenden langen feinen Wimpern versehen (vgl. Fig. 3—8). Auch hier haben wir eine deutlich sichtbare Cuticula, die von den Wimpern durchbrochen wird. Im übrigen enthält das innere Mundlappenepithel drei verschiedene Zellarten:

1. Längliche Zellen, hochprismatisch, mit schmalem basalen und breitem distalen Ende und je einem langgestreckten ovalen Kern mit verzweigtem Chromatingerüst. Der Zellinhalt ist dunkel gefärbt und zum Teil körniger Natur. Am distalen Ende konnte ich bei starker Vergrößerung eine Art Stäbchenschicht unter der Cuticula beobachten [bei Arca (Barbatia) barbata L. vgl. Fig. 5], die mir den Sitz der Wimperwurzeln darzustellen scheint. Diese Zellenart bildet die Hauptmasse des inneren Epithels, und sie allein ist die Trägerin der Cuticula und der Wimpern.

2. Zwischen besagten Zellen fand ich, in der Hauptsache basal gelegen, eine hell erscheinende Zellart mit bedeutend kleinerem, meist basalem runden Kern. Sie sind weit seltener als die vorigen, und man erhält nicht immer ein deutliches Bild von

ihnen, zumal die Cilien tragenden Zellen manchmal kleine Lücken zwischen sich fassen, die naturgemäß auch hell erscheinen und zu Verwechselungen Anlaß geben. Immerhin kann man aus den deutlichen Befunden ihrer runden und ganz anders gearteten Kerne, die meist ziemlich dunkel erscheinen, mit Sicherheit auf das Vorhandensein dieser Zellen schließen. Da sie zwischen erstgenannten Zellen liegen, so muß ihr Zelleib, umgekehrt wie der jener, basal seine größte Ausdehnung besitzen und distal spitz zulaufen (vgl. besonders Fig. 4, 5, 7); ja oft scheinen sie die Höhe der Cuticula nicht einmal zu erreichen. Ob diese Zellen zur Stütze dienen, oder ob sie Sinneszellen darstellen — Nervenendigungen konnte ich, bei der Dicke der Schnitte, nicht feststellen, und zum Mazerieren fehlte mir das Material — oder ob sie gar als primäre Stadien von Drüsen aufzufassen sind, wage ich nicht zu entscheiden.

Diese beiden Zellarten haben das gemeinsam, daß sie proximal einer dünnen Basalmembran aufsitzen; anders die dritte Zellart.

3. Diese besteht aus meist birn- selten becherförmigen Drüsenzellen, die nie, oder doch nur sehr selten bis auf die Basalmembran herunterreichen. Mit Hämatoxylin färben sie sich tief blauschwarz und lassen manchmal einen kleinen basalen Kern erkennen, der indessen meist von dem dunklen Inhalt ganz verdeckt wird (vgl. Fig. 5 *drz*). Es werden dies auch Mucindrüsen sein, wie die betreffenden Zellen in dem äußeren Epithel. Je nach dem Gehalt an Mucin erscheinen sie kleiner oder größer, mehr schmal und becherförmig, oder mehr bauchig und birnförmig. Sie durchsetzen distal die Cuticula, ja manchmal reichen sie scheinbar (— in Wirklichkeit handelt es sich wohl um ausgetretenes Sekret —) mit ihrem Porus secretorius noch ein Stück zwischen die Wimpern hinein.

Diese Drüsenzellen kommen nicht überall gleichmäßig häufig vor im inneren Mundlappenepithel, auch treten sie nicht bei allen Arten gleichmäßig stark auf, sondern, wie schon Thiele und List bei den Mytiliden fanden (vgl. Thiele 1886, p. 253 und Th. List 1902, p. 246), so kommen sie auch bei den Arcaceen in dem glatten ungerieften Mundlappenteile weit häufiger vor als in dem gerieften (vgl. zu diesem Zwecke die Fig. 3 u. 5 mit 6 u. 7). Eine Stelle, an der die Drüsen ferner sehr stark vertreten sind, fand ich bei Arca (Barbatia) barbata L. im dorsalen Anfangsteil der Rinne (von hinten an gerechnet). Überhaupt traf ich bei

eben genannter species, vielleicht infolge der besonders guten Konservierung, am meisten und bei Arca lactea am wenigsten Drüsen an.

Drüsige Elemente zwiefacher Art, wie sie THIELE und LIST konstatieren (vgl. l. c.), habe ich nicht entdecken können, vielleicht, weil ich in der Regel keine Doppelfärbung angewandt habe. Aber auch wo ich sie benutzt habe (Totalfärbung mit Hämatoxylin und Nachfärbung mit Eosin), wie bei einer Arca (Barbatia) Platei, waren in den beiden Epithelien der Mundlappen keine eosinophilen Drüsen zu sehen, wohl in dem ventralen inneren Mantelepithel. Auch Drüsen, die noch in das Bindegewebe der Mundlappen hinabreichten, fehlen den Arcaceen; wenn man nicht eine große Drüsenart, die ich merkwürdiger Weise nur in dem Bindegewebe der Mundlappen von Arca lactea fand, deren Ausführungsgänge ich aber bei der nicht eben glänzenden Konservierung des einzigen mir zur Verfügung stehenden Exemplares nicht habe auffinden können, als solche ansehen will. Diese Drüse ist azinöser Natur und zeigt bei Hämatoxylinfärbung eine violette Tingierung ihres grobkörnigen Inhaltes (vgl. Fig. 7 *dr*). Sie kommt in allen Teilen des Bindegewebes der Mundlappen vor, am häufigsten aber in der Ober- und Unterlippe. Vielleicht bildet sie einen Ersatz für die Speicheldrüsen anderer Mollusken. Ich fand nämlich unmittelbar an der Mundöffnung dieses Tieres große Schleimansammlungen vor, die dieselbe Färbung zeigten, wie die Schleimabsonderungen der flèche tricuspide des Magens, und ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich sie der sezernierenden Tätigkeit dieser azinösen Drüsen zuschreibe. Sie hätten dann den Zweck, sich mit den Nahrungspartikelchen zu vermischen und diese dem Magen leichter löslich zu machen. Eine ähnliche Ansicht vertritt auch THIELE (vgl. THIELE 1902, p. 394 u. 395): „Es sei hier erwähnt, daß physiologisch diese Drüsen (es handelt sich um Buccal- und Speicheldrüsen) wahrscheinlich bei den Lamellibranchien durch die Schleimdrüsen der Mundlappen und häufig auch der Kiemen und der Innenfläche des Mantels ersetzt werden, indem deren Sekret die zum Munde gewimperten Nahrungsteile umhüllt."

Ebensowenig fand ich im Mundlappenepithel irgend welche deutlich erkennbare Sinneszellen. In diesem negativen Resultat muß ich LIST entschieden unterstützen, der darüber in seiner Monographie der Mytiliden kurz folgendermaßen berichtet (vgl. TH. LIST 1902, p. 246): „Über das Vorkommen von Sinnes-

zellen gelangte ich zu keinem positiven, einwandfreien Resultate." Umsomehr muß es befremden, wenn THIELE (1886, p. 252), nachdem er vorausgeschickt hat, daß „nach den übereinstimmenden Angaben von FLEMMING und SIMROTH Sinneszellen in den Mundlappen von Najaden selten sind", folgende Beschreibung von Sinneszellen in den Mundlappen von Unio gibt: „Ich habe auf Schnitten, welche die Leiste quer getroffen hatten, an gewissen Stellen schmale, dunkel tingierte Kerne wahrgenommen, von denen ich annehme, daß sie Sinneszellen angehören; dieselben befinden sich in den Vertiefungen zwischen den Leisten oder auch in diesen selbst auf ihrer übergeneigten Seite, meist in einer Erhöhung des Epithels. Sie sind immer sehr vereinzelt; gewöhnlich finden sich in einem feinen Schnitte zwischen zwei Leisten nicht mehr als zwei solcher Kerne. Von diesen Zellen Fortsätze in das Bindegewebe zu verfolgen, ist mir zwar nicht gelungen, doch glaube ich bei anderen Muscheln (Lithodomus) solche mit Bestimmtheit von ganz ähnlichen Gebilden gesehen zu haben (NB! der Verf.). An anderen Schnitten fällt es auf, daß in den Leisten an entsprechenden Stellen regelmäßige Einbuchtungen vorkommen (Fig 9), in deren Grunde meist zwei kurze Wimperzellen liegen, neben diesen beiderseits eine Sinneszelle".

Die beigegebene Zeichnung (Fig. IX) ist so undeutlich, daß man wirklich nichts Genaues daraus entnehmen kann. Wahrscheinlich verhält es sich damit so: infolge der Einbuchtung sind die beiden in Frage stehenden Zellen stark komprimiert und erscheinen dadurch schmaler und dunkler als die anderen, so daß THIELE dadurch auf den Gedanken kam, sie müßten etwas Besonderes sein. Der Zeichnung kann man das nicht ansehen.

Weiter schreibt THIELE (l. c. p. 253) von Mytilus: „Zwischen den Wimperzellen liegen in großer Zahl Sinneszellen, namentlich in der Spitze der Leisten; dort zeigt sich eine schwache Einbuchtung des Epithels, zu welcher zahlreiche Fasern (wohl Nerven) treten." Bei Lithodomus dactylus findet er noch mehr Sinneszellen wie bei Mytilius. „Einen solchen Reichtum an nervösen Elementen habe ich bei anderen Gattungen nicht wiedergefunden; Lithodomus und ähnlich auch Mytilus haben daher in ihren Mundlappen ein im höheren Grade für Sinneswahrnehmungen geschicktes Organ als die meisten übrigen Muscheln."

Warum publiziert THIELE keine Zeichnung seiner Befunde? Die Verständigung wäre dann viel leichter.

Auch der Satz Thieles (vgl. Thiele 1886, p. 252): „Wie die ganze übrige Oberfläche im Mantelraum der Lamellibranchier, ist auch die der Mundlappen mit Wimperepithel in einfacher Schicht bekleidet“, ist in bezug auf die Gattung Arca unhaltbar, denn, wie gesagt, besitzen 1. die äußeren Epithelien ihrer Mundlappen keine Wimperzellen und 2. weist das innere Mantelepithel auch nicht überall solche auf, wohl z. B. an der Innenseite der ventralen Mantelränder.

Über die physiologische Bedeutung der Mundlappen bei den Lamellibranchiaten hat man sich wohl in jedem einzelnen Falle besonders klar zu werden. List schreibt darüber (vgl. List 1902, p. 251 u. 252): „Nach Ermann (bei Thiele) dienen die Mundlappen 1. der Ernährung (Wasserströmung, Pulsation), 2. der Respiration und Hämathese (Gefäß mit Ramifikationen).“ Also eine doppelte Funktion wird ihnen hier zugeschrieben, während Simroth (nach List l. c.) aus den Kontraktionen und der Bewimperung lediglich auf respiratorische Bestimmung schließt. Nun mag es ja sein, daß die Mundlappen bei solchen Lamellibranchiaten, bei denen sie (vielleicht auf Kosten der Kiemen) außergewöhnlich groß sind, auch mit an dem Respirationsgeschäft teilnehmen — wenigstens schreibt auch Hescheler (vgl. Hescheler, K. 1900, p. 163): „Die Mundlappen werden von Blutlakunen durchzogen, und es ist wahrscheinlich, daß sie neben ihrer Hauptfunktion als Zuleitungsorgan der Nahrung zum Munde auch eine Rolle bei der Atmung spielen“ —, für Arca aber scheint mir das ziemlich ausgeschlossen zu sein; denn einmal sind die Mundlappen nicht sehr groß, weisen auch nicht übermäßig viel Blutbahnen auf, und dann sind ja die Kiemen hinreichend umfangreich genug, um ihr Spezialgeschäft allein besorgen zu können. Und ich muß Thiele völlig beipflichten, wenn er schreibt (1886, p. 267): „Bei einer großen Anzahl von Lamellibranchiaten bilden die Mundlappen eine so flache und oft lange Rinne, daß ihre Funktion als Zuleitungsorgan sofort aus der Form klar zu sein und eine andere ganz ausgeschlossen scheint, so bei Pinna, Lucina, Pectunculus, Arca und Solen.“ Ob insbesondere die Riefen oder parallelen Streifungen außer dem Zweck einer größeren Stabilität und einer erheblichen Oberflächenvergrößerung des Mundlappenepithels noch eine andere Bedeutung — vielleicht für die Strudelvermehrung — haben, kann ich nicht entscheiden.

Stenta, der in der infrabranchialen Kammer der Lamellibranchier zwei durch Flimmerung hervorgerufene Wandströmungen unterscheidet, nämlich (vgl. Stenta 1903, p. 222) a) „die zuführende, längs der unteren Kiemenkante verlaufende Nahrungsströmung einerseits", b) „andererseits die längs des Mantelrandes verlaufende ausführende Rückströmung", hat für Arca festgestellt, daß auch die Innenflächen der Mundlappen in der Richtung vom Mund weg flimmern und demnach dem Gebiete der Rückströmung angehören (vgl. Stenta, p. 224).

Zur Beschreibung des Darmtractus wähle ich zunächst die nach meinem Dafürhalten primitivste Species, nämlich Arca (Barbatia) Platei. Hier wendet sich der Ösophagus von der Mundöffnung in fast senkrecht aufsteigender Richtung dorsalwärts (vgl. Fig. 1 *oes*) — und zwar bei allen von mir untersuchten Arcaceen zwischen den vorderen Fußretraktoren hindurch — bis zur Höhe des dorsalen Randes des vorderen Adduktors *(ada)*, wo er dann in ziemlich scharfer Krümmung nach hinten umbiegt, eine Strecke weit fast parallel der dorsalen Körperlinie verläuft und schließlich von oben her in den Magen mündet, etwas rückwärts von dessen vorderem Zipfel. Die Mündungsstelle des Ösophagus in den Magen liegt immer ungefähr in einer Transversalebene mit den Pedalganglien. Der Magen selber erstreckt sich in der Richtung von vorn nach hinten nicht ganz bis an die hinteren Retraktoren. Er ist ein sackförmiges Gebilde mit einem ventralen Anhang, der sich im wesentlichen unter den mittleren drei Fünfteln seiner rechten Seite befindet, so daß man füglich von einem dorsalen und einem ventralen Magenabschnitt reden kann. Der dorsale Teil ist dorso-ventral abgeplattet und läuft vorn und hinten in einen Blindsack aus. Der ventrale dagegen, den wir mit List (1902) „Magendarm" *(mgd)* nennen wollen, ist seitlich komprimiert und in seinem ventralsten Teile etwas nach links umgebogen. Ungefähr aus der Mitte des links gerichteten ventralen Zipfels des letzteren geht der Dünndarm *(düd)* hervor. Derselbe beschreibt zunächst eine kleine, den Pedalganglien dicht anliegende Schlinge nach vorn und rechts (vgl. Fig. 1), wendet sich darauf rückwärts und zieht an der rechten Magenseite mit einer bald mehr, bald weniger bedeutenden Ausbuchtung, die ich als Dickdarm *(did)* bezeichnen will, dorsalwärts empor, verjüngt sich am hinteren Magenzipfel zum Enddarm *(ed)* und begibt sich allmählich dorsal in die Medianebene des Körpers. In seinem weiteren Verlauf zieht er fast immer parallel der dor-

salen Körperlinie hin, durchbohrt Perikard und Ventrikel, zieht zwischen den hinteren Retraktoren hindurch, um sich schließlich der dorsalen Rundung des Adductors posterior *(adp)* anzulegen, ganz um ihn herum zu laufen und kurz vor seiner vorderen Transversalebene in die Analkammer zu münden. Der After *(an)* liegt also keineswegs terminal, sondern mündet vorn unter dem hinteren Adduktor in die Analkammer.

Ähnlich primitive Verhältnisse weist der Verlauf des Darmkanals von Arca lactea auf. Der Ösophagus wendet sich zunächst dorsal nach vorn bis an den Adductor anterior, wo er dann scharf umbiegt und dorsal nach hinten verläuft, um von der Ventralseite her direkt in den Anfangsteil des Magens zu münden. Dessen Verhältnisse stimmen mit denen von Arca (Barbatia) Platei im wesentlichen überein. Der Magendarm aber ist ventral weniger links gerichtet und entläßt hinten ventral etwas rechts den Dünndarm. Dieser wendet sich an der rechten Seite des Magendarms nach vorn, erreicht aber die Pedalganglien nicht, sondern biegt etwas vorher nach dorsal, rechts und hinten um, beschreibt gleich darauf eine kleine Schlinge nach vorn, rechts und ventral und geht dann wieder in der ursprünglichen Frontalebene nach hinten bis zum Ende des Magendarms. Hier erst steigt er als Dickdarm hinter der rechten Seite des Magens dorsal herauf der Mediane zu, geht als Enddarm durch Perikard und Ventrikel, um den Adductor posterior herum, mündet aber nicht so weit vorn, sondern etwa unter dem letzten Drittel des Adductors posterior.

Bei Arca (Barbatia) barbata (L.) ist der Verlauf des Ösophagus sehr variabel. Bald muß er — wenn die Mundöffnung unter dem Adduktor ant. liegt — erst ein Stück ohne bedeutende Steigung nach vorn verlaufen, ehe er sich aufrichten und in anfangs fast senkrechter, dann ziemlich gleichmäßig gekrümmter Linie sich dorsal nach hinten wenden kann. Bald ist sein Verlauf ähnlich dem oben von Arca lactea beschriebenen, bald zieht er von vornherein in leicht dorsal gekrümmtem Bogen nach hinten [1]. Er mündet nicht dorsal, auch nicht von vorn, sondern ein wenig rückwärts seiner vorderen Spitze von der Ventralseite her in den Magen. Der Magendarm hängt, im Gegensatz zu den beiden vorigen Arten, mehr unter der linken Magenseite und zwar größtenteils unter dem letzten Magenviertel. Er ist

1) Wahrscheinlich spielt bei diesen Befunden indessen auch die Schnittrichtung und der Kontraktionszustand des Tieres eine Rolle.

also in der Frontalebene weniger ausgedehnt, dafür erstreckt er sich um so länger in der transversalen Richtung. Sein ventraler Zipfel ist etwas nach rechts umgebogen und entläßt etwa in seiner Mitte nach rechts und vorn den Dünndarm, der ziemlich komplizierte Windungen und Schlingen bildet. Er zieht zunächst eine Strecke nach vorn, beschreibt dann nach hinten, links und dorsal eine kleine Schlinge, um sich sogleich wieder nach vorn, rechts und etwas ventral zu begeben bis unter die Mitte der Pedalganglien. Hier macht er unvermittelt eine Biegung nach hinten und rechts bis unter den vorderen Teil des Magendarms, wo er dann nochmals nach vorn und etwas nach dorsal und rechts umbiegt, um wieder, dicht vor den Pedalganglien angekommen, sich nach hinten dorsal und etwas rechts zu wenden. Nun zieht er rechts am Magendarm vorbei nach hinten und steigt als Dickdarm mit noch zwei kleinen Biegungen nach links ganz zur Höhe des dorsalen Magenrandes empor, bis er in der Mediane, zum Enddarm verjüngt, nach hinten verläuft wie sonst. Die Zeichnung, die Ménegaux (1890, p. 76, Fig. 23) vom Darmkanal von A. barbata liefert, ist also total falsch, denn er zeichnet den Magendarm gar nicht und läßt den Enddarm terminal aus dem Magen hervorgehen. Zum Unterschied von den beiden vorigen Arten aber durchbohrt er weder Perikard noch Ventrikel, sondern die Perikardialhöhlen sind vollständig voneinander getrennt und treten nur mit ihrer schmalen Medianseite bis dicht an die Muscularis des Darmes heran.

Thiele liefert eine allgemeine Beschreibung des Darmkanals von Arca tetragona und Arca noae (vgl. Thiele 1902, p. 383), die sich mit meinen Befunden bei Arca noae im wesentlichen deckt; ich habe seinen Ausführungen indessen noch einiges von Wichtigkeit hinzuzufügen.

Das Vorhandensein eines Magendarms (= Darmrinne + Kristallstielbehälter) hat Thiele z. B. nicht erkannt. Ich habe denselben aber auch bei A. noae konstatieren können — zweifellos würde man auch bei A. tetragona einen solchen nachweisen können —, und zwar hängt er unter der linken Magenseite. Auch unterscheide ich deutlich einen englumigen Teil des Darmes (Dünndarm), soweit er nach vorn zieht, und einen weitlumigen (Dickdarm), von der Umbiegungsstelle nach hinten an bis zum Ende des Magens, bei A. noae. Ob es ferner richtig war, diesen Fall als typisch für alle Arcaceen hinzustellen, wie es Thiele offenbar getan hat, erscheint mir, wenn man die einzelnen Arten

vergleicht, etwas zweifelhaft. Schließlich will ich nicht unerwähnt lassen, daß im Gegensatz zu anderen Arcaceen der Ösophagus bei A. noae sich allmählich zum Magen ausweitet, so daß man keine genaue Grenze zwischen beiden festlegen kann.

Der Darmtractus von Arca angulata ist dem von A. (Barbatia) Platei sehr ähnlich, nur ist der Magendarm auch hier mehr in der Vertikalen ausgedehnt als in der Horizontalen.

Ich will nun kurz vergleichend noch einmal die morphologisch wichtigsten Tatsachen hervorheben:

1. Der Ösophagus ist kurz und macht einen nach rückwärts offenen Bogen. Ob er relativ kürzer ist als der bei Nucula — wie THIELE schreibt — möchte ich bezweifeln.

2. Die Mündung des Ösophagus in den Magen liegt an verschiedenen Stellen. Sie kann erfolgen:

a) von von vorn ventral (bei A. lactea und A. angulata),

b) auch von ventraler Seite, aber ein Stück hinter dem Anfangsteil des Magens (bei A. barbata),

c) von dorsal und ein Stück hinter dem Magenanfang (bei A. Platei),

d) durch allmähliche Ausweitung (bei A. noae).

3. Alle Arcaceen besitzen einen Magendarm, bestehend aus Darmrinne und Kristallstielbehälter, der indessen zum Magen eine etwas verschiedene Lage einnehmen kann.

4. Aus dem Magendarm geht der Dünndarm hervor, der bei A. Platei, A. lactea, A. noae und A. angulata verhältnismäßig einfach, bei A. barbata komplizierter ist und erst in den Dickdarm, dann in den Enddarm übergeht. Dünn- und Dickdarm liegen immer in der rechten Längshälfte des Körpers, rechts vom Magen.

5. Sehr variabel ist die Lage des Enddarmes zum Herzen:

a) Bei A. Platei und A. lactea werden Perikard und Ventrikel vom Darm durchbohrt,

b) bei A. barbata findet schon eine vollständige Trennung des Herzens in zwei Hälften statt, die allerdings noch bis an den Darm herantreten,

c) bei A. noae und A. angulata ist das Doppelherz auf beiden Seiten weit vom Darm entfernt.

(Die weitere Besprechung dieser Verhältnisse erfolgt in dem Kapitel über die Zirkulation.)

6. Der ganze Darmtractus ist deshalb sicher nicht primitiver als der der Nuculiden, denn bei Arca ist stets ein Magendarm vorhanden, während die Ausbildung eines solchen bei den Nuculiden sich erst anzubahnen scheint.

Betrachten wir nun die einzelnen Abschnitte des Verdauungskanals etwas genauer: Der Ösophagus bei Arca (Barbatia) Platei ist mit einem bewimperten, ziemlich hochprismatischen Epithel ausgekleidet, und zwar ist es zu Anfang überall annähernd gleichmäßig hoch. Zwar setzen sich die inneren Mundlappen direkt in den Ösophagus hinein fort, bilden aber, wie gesagt, keinerlei Längswülste. Diese Verhältnisse sind also denkbar primitiv und einfach. In seinem weiteren Verlauf nimmt das Lumen des Ösophagus dann etwas ab und erscheint bis zum Magen hin dorsoventral bald mehr, bald weniger stark komprimiert, wobei sich beiderseits lateral geringe Andeutungen von Längsrinnen bemerkbar machen mit nur wenig niedrigerem Epithel. Ventrale und dorsale Furchen fehlen bei dieser Spezies gänzlich. Ebensowenig habe ich in den Epithelzellen irgendwelche Spuren eines Pigments bemerken können. Aber eine auffallende Erscheinung trat mir bei einem Exemplar entgegen: es wies nämlich der Ösophagus an der Stelle, wo er nach fast senkrechtem Aufstieg nach hinten umbiegt, eine ganz bedeutende Erweiterung seines Lumens auf. (Ich habe diese Stelle, weil sie von vier untersuchten Exemplaren nur bei einem auftrat, durch eine punktierte Linie angedeutet, vgl. Fig. 1). Durch Kontraktion des Körpers allein kann diese Erweiterung wohl kaum entstanden sein, selbst wenn wir die Möglichkeit der Verschiebung dieser Teile des Verdauungskanales, die ja nur sehr lose in ihrer Umgebung befestigt sind, zugeben. Die Ausbuchtung ist nämlich zu gewaltig, um auf eine Zerrung zurückgeführt werden zu können, und so wird man schließlich nicht umhin können, sie als ein — vielleicht pathologisches — Gebilde sui generis hinzustellen. Das Epithel weist in dieser Erweiterung keinerlei Veränderungen auf, was auch gegen eine Entstehung durch Zerrung spricht.

Der Ösophagus von Arca (Barbatia) barbata (L.) ist ganz ähnlich; nur sind die Lateralrinnen, die kurz hinter der Mundöffnung beginnen, hier bedeutend stärker ausgeprägt. Bei jungen Tieren ist das Lumen stets fast vollkommen rund bis zum Magen hin, bei älteren Exemplaren dagegen engen die Rektractores pedis ant. den Ösophagus ein, so daß der Tractus intestinalis gleich hinter der Mundöffnung ein faltenreiches Epithel aufweist, das

sich allmählich zu vier Längswülsten ordnet, die ihrerseits vier Längsrinnen zwischen sich fassen. Zwei davon sind lateral angeordnet und ziemlich breit, während die beiden anderen bedeutend schmaler und der eine dorsal, der andere ventral zu finden sind. Diese Verhältnisse sind ganz ähnlich denen, die IGEL bei Phaseolicama beschrieben (vgl. IGEL, 1908, p. 18) hat, auch die Kreuzform des Querschnittsbildes ist vorhanden. Die Längsrinnen sind ausgekleidet von flachem und wimperlosem kubischem Epithel, wie es auch von STEMPELL bei Leda sulculata beschrieben wurde (vgl. STEMPELL, 1898, p. 384). Außerdem zeigt sich bei älteren Exemplaren der Ösophagus zum Magen hin mehr oder weniger stark komprimiert.

Es scheint also die Gestalt, die Weite des Lumens und das Epithel des Ösophagus je nach dem Alter und dem Kontraktionszustand des Tieres einem nicht unbedeutenden Wechsel zu unterliegen.

Dieselben dunkelgefärbten Drüsen, die sich schon im Mundlappenepithel von Arca barbata fanden und von denen ich nicht weiß, ob es Mucindrüsen sind, treten auch im Epithel des Ösophagus auf. Außerdem finden sich zwischen den bewimperten hochprismatischen Zellen seines Epithels noch kleinere, oft becherförmige Drüsenzellen, die einen basalen, kleinen, runden Kern aufweisen — im Gegensatz zu dem länglich-ovalen, mehr in der Mitte gelegenen Kern der hochprismatischen Zellen — und deren Inhalt bei Hämatoxylintingierung eine indifferente, weißliche Färbung zeigt, die kaum wahrnehmbar ist. Diese Drüsenart kommt auch im Magen und im Darme vor (vgl. Fig. 12 u. 22) und ich weiß nicht, ob man sie als selbständige Drüsenzellen neben den dunkelgefärbten ansehen soll, oder — was ich lieber tun möchte — ob sie als mit jenen identisch zu betrachten sind und vielleicht nur ein früheres Stadium derselben darstellen, auf dem das Sekret gewissermaßen noch unreif wäre und sich deshalb zum Hämatoxylin anders verhielte.

Der stets dorso-ventral komprimierte Ösophagus von Arca noae wird in seinem Verlauf zum Magen durch die Retractores pedis ant. nicht gehindert, was aus seiner auch dort unveränderten Form hervorgeht, die im anderen Falle seitlich komprimiert erscheinen müßte. Ein Unterschied im Bau seines Epithels tritt so gut wie gar nicht hervor, es ist meist gleichmäßig hochprismatisch und bewimpert und nur seitlich ganz wenig niedriger, so daß man kaum von Längsrinnen reden kann. Im Gegensatz zu allen

anderen von mir untersuchten Arca-Arten, bei denen die Abgrenzung des Ösophagus gegen den Magen hin eine relativ scharfe ist, geht das Schlundrohr von Arca noae, wie gesagt, ganz unmerklich und allmählich in den ebenfalls dorsoventral sehr komprimierten Magen über, der dorsal langsam an Raum gewinnt.

An der Grenze zwischen Mundhöhle und Ösophagus befindet sich bei Arca angulata (KING) ventralwärts eine kleine blindsackartige Abschnürung, die sich nach der Mundhöhle hin öffnet, während ihr geschlossenes Ende nach hinten gerichtet ist. Sie stellt ein nicht gerade großes, aber auffallendes, unpaares Gebilde dar, ein mit hochprismatischem Flimmerepithel ausgekleidetes ventrales Rohr, das dorsoventral komprimiert ist und dorsal durch eine schmale Rinne mit dem Lumen des Schlundrohres in Verbindung steht (vgl. Fig. 9 *bak*).

In ihrem mittleren Teil wird diese Verbindung erweitert, um dann hinten ganz aufzuhören, so daß diese sehr kurze und, absolut betrachtet, durchaus unbedeutende — weswegen ich sie auch nicht als rudimentäre Schlundhöhle bezeichnen möchte — Abschnürung schließlich als winziger ventraler Anhang des Ösophagus blind endigt.

Ihr außerordentlich hohes, prismatisches Flimmerepithel erstreckt sich auch noch eine Strecke weit in das Schlundrohr hinein, um dann plötzlich in ein weit niedrigeres Flimmerepithel überzugehen. Überall, sowohl in dem abgeschnürten ventralen Teil, wie im Ösophagus selber, finden wir in dem distalen Ende der Zellen ein bräunliches Pigment abgelagert (vgl. Fig. 9), und ferner ist eine besonders starke Basalmembran, namentlich ventral und dorsal, für diesen Teil des Schlundrohres charakteristisch.

Dies alles liegt an der Stelle, wo der Ösophagus sich durch die vorderen Fußrückzieher (*rpa*) hindurchwindet, und es ist wohl möglich, daß das eben beschriebene Gebilde durch Abschnürung entstanden ist; daß es eine rudimentäre Radulatasche darstelle, halte ich für gänzlich ausgeschlossen. Der Druck der Retractores pedis ant. kann auf die Gestalt des Schlundrohres sehr erheblich einwirken und sein Lumen seitlich ganz ungeheuer verengern, wobei es dann in dorsoventraler Richtung Raum zur Ausdehnung findet. Der Querschnitt zeigt in dieser Region manchmal in dorsoventraler Richtung das Vier- bis Fünffache der lateralen Dimension; gleichwohl ist jederseits lateral etwas über der Mitte schon eine Längsrinne angedeutet (vgl. Fig. 9). Kaum hat der Ösophagus die Retraktoren verlassen, so flacht er sich dorso-

ventral ab, nimmt zunächst eine runde, dann die Gestalt einer bikonvexen Linse an und weist jederseits lateral eine deutliche Längsrinne auf, die indessen hier auch bewimpertes Epithel aufzeigt. So mündet er unter merklicher Verengerung seines Lumens von der ventralen Seite etwas rechts her in den Magen. Histologisch kann ich weiter über den Ösophagus hinsichtlich des Vorkommens von Drüsen nichts Bestimmtes sagen, da zum Teil das Epithel nicht dementsprechend erhalten, andererseits aber auch die Schnitte reichlich dick waren. Dasselbe gilt für Arca noae.

Mit einer Ausnahme — Arca (Barbatia) Platei, wo der Ösophagus von dorsal her in den Magen eintritt (vgl. Fig. 1) — mündet der Ösophagus bei allen mir zur Verfügung stehenden Arca-Arten von der ventralen Seite her in den Magen. Dieser ist meist im Verhältnis zu der Größe des Tieres ziemlich klein und scheint durchaus nicht mit dem Wachstum des übrigen Körpers, namentlich nicht mit dem der Muskelmasse, gleichen Schritt zu halten (vgl. die Tabelle p. 382). So beträgt z. B. bei einer 12,12 mm langen Arca barbata die Länge des Magens 2,35 mm = 19,4%, während bei einer 17,64 mm langen Arca barbata die Magenlänge nur 3,22 mm beträgt = 18,2%. Auffallender noch sind die Zahlen bei Arca angulata:

Länge des Tieres 16,15 mm, des Magens 3,36 mm = 20,8%,
„ „ „ 27,52 „ „ „ 3,27 mm = 11,9%;

zum Teil kommen diese Differenzen natürlich durch den verschiedenen Kontraktionszustand der Tiere zustande. Im großen und ganzen spindel-sackförmig, ist seine Gestalt als sehr wandelbar zu bezeichnen, da sie sehr von Veränderungen seiner Umgebung abhängig ist, namentlich von den Kontraktionen des hinteren Retraktors. So erscheint er bald dorsoventral außerordentlich stark komprimiert und infolgedessen seitlich sehr ausgedehnt (wie bei Arca noae), bald ist er nach der einen, bald nach der anderen Seite verschoben oder vorgebuchtet. — Um diesen fortgesetzt auf ihn einwirkenden Druck- und Zugkräften besser zu begegnen, so scheint mir, hat er zahlreiche Wülste und Rinnen, namentlich in transversaler Richtung in seinem Epithel ausgebildet, um die sich die einzelnen Teile der Magenwand dann leichter drehen können, so daß Quetschungen und Zerrungen vermieden werden. Die Funktion dieser Einrichtungen denke ich mir ganz ähnlich, wie sie Igel von den Längswülsten und -rinnen des Ösophagus und Darmes von Phaseolicama magellanica annimmt (vgl. Igel, 1908, pag. 21).

Immer besteht der Magen aus zwei Teilen, die auf den ersten Blick als gleichartig erscheinen, sich aber bei genauerer Untersuchung als ganz heterogene Gebilde zu erkennen geben. Es sind dies ein in horizontaler Richtung ausgedehnter dorsaler Teil, der eigentliche Magen (Fig. 1 *mg*), und ein darunter hängender, im wesentlichen in vertikaler Richtung sich hinziehender, oft säbelförmig gekrümmter ventraler Teil, der Magendarm (Fig. 1 *mgd*), wie ich ihn mit List (1902) bezeichnen möchte.

Der dorsale Teil, also der eigentliche Magen, zerfällt wieder in verschiedene Abteilungen, die ich einzeln ausgemessen, in Prozenten ausgerechnet und in einer Tabelle zusammengestellt habe. — Zunächst bemerkt man einen kleinen vorderen Blindsack, der sich bis zur Einmündung des Ösophagus erstreckt (vgl. Fig. 1). Sein Umfang richtet sich wohl zum Teil nach der Ösophagusmündung und ist daher bei den einzelnen Arten verschieden groß, wie aus der Tabelle ersichtlich ist. Bei manchen Tieren indessen kann man gar nicht von einem vorderen Blindsack reden. Man kann sich nun denken, daß ein vorderer Magenblindsack immer dann entsteht, wenn das Tier seinen Fuß in die Schale zurückzieht, sich also komprimiert, indem man sich vorstellt, daß durch die Kontraktionen des hinteren Retraktors der Magen, der hinten in unmittelbarer Nachbarschaft des Retractors post. liegt, nach vorn verdrängt wird. Da seine Wandung nämlich keineswegs stabil genug ist, um allen auf sie einwirkenden Druck- und Zugkräften Widerstand zu leisten, so würde sich nach meiner Vorstellung dabei die dorsale Wand des Magens um seine — durch den Magendarm und ein davor gelegenes ventrales queres Muskelband (vgl. Fig. 13 und Textfig. 1) — ziemlich fest verankerte Ventralseite von hinten nach vorn drehen oder verschieben und so vorn den erwähnten Blindsack hervorrufen. Hinten nämlich hat der Magen ebenfalls einen Blindsack, wie auch Thiele erwähnt (vgl. Thiele 1902, p. 383), und zwar ist dieser durchgehends vorhanden. Wie nun die Tabelle zeigt, ist der hintere Blindsack stets dann am umfangreichsten, wenn der vordere am kleinsten oder gar nicht vorhanden ist und umgekehrt. Damit scheint mir erwiesen zu sein, daß es sich wirklich im wesentlichen um Drehung oder Verschiebung der dorsalen Magenwand nach vorn handeln muß. Zum Teil freilich wird sich auch die Magenwand im Kontraktionszustand des Tieres nach einer oder nach mehreren anderen Richtungen verschieben oder ausbuchten, und auch der Magendarm wird etwas mit davon betroffen werden, was

Tabelle A.

Art	Arca Platei	Arca lactea	Arca barbata I	Arca barbata II	Arca noae	Arca angulata I	Arca angulata II	
1. Gesamtlänge	16,9	8,85	12,12	17,64	42,6	16,15	27,52	mm
2. Vorn—Magenende a)	5,7	3,72	5,71	5,52	18,1	7,39	10,74	mm
b)	33,7	42,1	**47,1**	**32,4**	42,4	45,7	39,0	%
3. Magenende hinten a)	11,55	5,13	6,41	12,12	24,53	8,76	16,78	mm
b)	**68,3**	57,9	**52,9**	67,6	57,6	54,3	61,0	%
4. Mund—Magenende a)	3,08	2,31	3,22	3,72	8,0	5,89	6,18	mm
b)	**18,2**	26,1	26,5	21,1	18,8	**36,4**	22,4	%
5. Magenende—After a)	8,47	3,74	5,1	10,32	19,53	5,9	16,0	mm
b)	50,1	42,3	42,1	**58,5**	45,8	**36,5**	58,1	%
6. Mund—After a)	11,69	5,84	8,33	13,54	27,58	11,78	22,18	mm
b)	69,1	65,9	68,7	71,1	**64,7**	72,9	**80,6**	%
7. Ösophagus a)	1,52	0,65	1,20	1,6	4,61	2,93	3,9	mm
b)	8,9	**7,5**	9,9	9,1	10,8	**18.2**	14,1	%
8. Magen a)	2,44	1,7	2,35	3,22	4,44	3,36	3,27	mm
b)	14,2	19,2	19,4	18,2	**10.4**	**20,8**	11,9	%

Tabelle B.

	Arca Platei	Arca lactea	Arca barbata I	Arca barbata II	Arca noae	Arca angulata I	Arca angulata II	
1. Pars cardiaca	13,9	—	13,6	18,6	22,5	**11,3**	**29,6**	%
2. Fundusteil	**9,0**	—	35,3	**49,4**	34,7	38,9	33,9	%
3. Pars pylorica	**77,0**	—	51,1	**31,9**	43,0	49,3	35,8	%
4. Vord. Magenblindsack	6,6	—	2,6	**13,0**	**0,0**	**0,0**	3,9	%
5. Hint. „	22,5	**27,7**	20,0	**7,8**	27,5	26,2	19,3	%
6. Magendarm	**54,0**	42,9	31,0	24,2	**15,3**	23,2	16,5	%

Tabelle zur Aufzeigung: **A.** der Lageverhältnisse des Magens im Körper und **B.** der Größenverhältnisse der einzelnen Magenabschnitte zum Magen bei den verschiedenen Arcaceen.

Die Zahlen stellen dar bei **A**:

1. Die Gesamtlänge der einzelnen Tiere in Millimetern.
2. a) Die absolute Entfernung vom vorderen Mantelrand bis zum Magenende.
3. a) „ „ „ „ Magenende bis zum hinteren Mantelrand.
4. a) „ „ „ „ Mund bis zum Magenende ⎫
5. a) „ „ „ „ Magenende bis zum After ⎬ Abstand.
6. a) „ „ „ „ Mund bis zum After ⎭
7. a) „ „ Länge des Ösophagus
8. a) „ „ „ „ Magens.
2. b—8. b: dasselbe relativ in Prozenten zur Gesamtlänge der Tiere.

Die Zahlen stellen dar bei **B**:

1. Die Größe der Pars cardiaca im Verhältnis zum Magen.
2. „ „ des Fundusteils „ „ „ „
3. „ „ der Pars pylorica „ „ „ „
4. „ „ des vorderen Magenblindsackes im Verhältnis zum Magen.
5. „ „ „ hinteren „ „ „ „ „
6. „ Weite der Magendarmöffnung „ „ „ „

NB.! Alle Angaben beziehen sich auf die Längenausdehnung.

Bei Arca barbata und Arca angulata bedeutet:

I junges Tier in unkontrahiertem Zustande,
II älteres Tier in kontrahiertem Zustande.

Die jeweiligen kleinsten und größten Zahlenwerte sind durch fette Ziffern gekennzeichnet.

man daraus entnehmen kann, daß im kontrahierten Zustande des Tieres die Zahlenwerte für vorderen und hinteren Blindsack zusammengenommen nie der Summe gleichkommen, die man erhält, wenn man diese Werte für den unkontrahierten Zustand des

Tieres addiert. Um ein Beispiel anzuführen, so ist bei Arca (Barbatia) barbata (L.) — in der Tabelle unter I — diese Summe in unkontrahiertem Zustande = 22,6%, in kontrahiertem dagegen (II) = 20,8%, also um 1,8% geringer. Wem diese Zahlen noch nicht genügen, der möge die Werte betrachten, die sich ergeben, wenn man die Entfernung vom Vorderende des Tieres bis zum Magenende und vom Magenende bis hinten mißt (siehe Tabelle). Diese sind z. B. für Arca (Barbatia) barbata (L.) I (unkontrahiert) 47,1% und 52,9%, also die Differenz 5,8%, für II (kontrahiert) dagegen 32,4% und 67,6%, also ist die Differenz 35,2%.

Hieraus, und auch aus den Zahlen für den Magen als Ganzes (vgl. Tabelle), denke ich, ergibt sich mit größter Deutlichkeit, daß die Kontraktion des hinteren Retraktors eine beträchtliche Verschiebung des Magens nach vorn hervorruft, die auch auf seine Ausdehnung und Gestaltung von bedeutendem Einfluß sein muß. Außerdem könnte man diese Zahlen auch (trotz Rücksicht auf Kontraktionszustand) für das enorme Wachstum der Retraktoren bei zunehmendem Alter (II ist älter und größer als I) zum Beweis ins Feld führen.

Mit der Mündung des Ösophagus (inkl.) zusammen will ich den Anfangsteil des Magens als Pars cardiaca bezeichnen, daran anschließend den mittleren Abschnitt bis zum Magendarm (exkl.) als Fundusteil, weil der Magen auf dieser Strecke in der Regel [ausgenommen bei A. (Barbatia) Platei] seine größte Dorsoventral-Ausdehnung hat, und den Endteil, vom Magendarm bis hinten, als Pars pylorica, indem ich die Bezeichnungen aus der menschlichen Anatomie auf diese Tiergattung übertrage.

Die einzelnen Abschnitte verhalten sich ihrer Größe nach sehr verschieden bei den einzelnen Spezies, wie aus der Tabelle hervorgeht. Besonders Arca (Barbatia) Platei weicht, was den Fundusteil (der hier sehr klein ist) und die Pars pylorica anlangt, in ganz auffallender Weise von den übrigen Spezies ab (vgl. die Tabelle). Wie sich diese Verhältnisse bei Arca lactea darstellen, konnte ich leider nicht konstatieren, da sich mein Exemplar für den ganzen vorderen Teil des Magens als nicht genügend gut konserviert erwies.

In den Fundusteil des Magens öffnet sich — mit mindestens 10 Öffnungen — in der Regel die Leber (Hepatopankreas), außer bei Arca Platei, die auch hierin eine Ausnahme macht, und wo schon die Pars cardiaca die Lebermündungen aufnimmt. Nach

Thiele (1902, p. 383) mündet die Leber am äußersten Vorderende des Magens durch zwei Gänge, die aber bei Arca so kurz und weit sein können, daß mehrere der sekundären Gänge sich fast unmittelbar in den Magen öffnen. Diese Beschreibung trifft nach meinen Untersuchungen nur für die von Thiele ja noch nicht untersuchte Arca (Barbatia) Platei einigermaßen zu, denn hier finden die Mündungen in der Tat an zwei ziemlich eng umgrenzten Stellen statt am äußersten Vorderende des Magens. Von zwei Gängen kann man indessen selbst hier eigentlich nicht reden, denn in Wirklichkeit münden jederseits sechs. Ihre Anordnung ist eine äußerst symmetrische: stets kommen beiderseits je zwei Leberschläuche von vorn, je einer direkt von der lateralen Seite und je drei von hinten; sie münden auf jeder Seite dicht nebeneinander, die eine Mündung von der anderen um weniges in lateraler, dorsaler oder ventraler Richtung entfernt, alle aber mehr oder minder deutlich voneinander getrennt.

Für Arca (Barbatia) barbata (L.) ist im Gegensatz zum eben Besprochenen für die Lebermündungen die ausgesprochenste Asymmetrie bezeichnend, so daß man bei dieser Art nur von einer im Fundusteil gelegenen Lebermündungszone reden kann (vgl. Fig. 11 *lbs*). Die Anzahl der Schläuche scheint mir sehr variabel zu sein, ich zählte meist 12—15, von denen einige ventrale reiche Verästelungen aufwiesen. — Asymmetrisch ist auch das Verhalten der Lebermündungen bei Arca noae. Infolge der starken Abplattung des Magens in dorsoventraler Richtung münden hier die meisten Schläuche ventral. Ich zählte im ganzen Bereich der Mündungszone 11 Öffnungen. Zwei mehr laterale Schläuche waren sehr verästelt. — Etwas mehr zur Symmetrie neigt wieder Arca angulata King. Hier fand ich jederseits lateral je vier und median-ventral noch zwei Lebermündungen, also im ganzen 10. Verästelt zeigten sich die ventralen.

Es scheint also, daß die Arcaceen entweder von dem Stadium, wo die Leberausführungsgänge in jederseits einen gemeinsamen Sammelkanal ausmünden, noch ziemlich weit entfernt sind — und das wäre dann vielleicht ein neuer Beweis für das primitive Verhalten dieser Tiere — oder man muß diesen Zustand als sekundär erworbene Bildung ansehen. Nach Drew (vgl. Drew 1901, p. 349 ff.) tritt nämlich ontogenetisch, wenn der fertig ausgebildete Adduktor zum ersten Male die Schale des Embryos zusammenzieht — bei Nucula delphinodonta, Nucula proxima und Yoldia limatula — durch den dadurch entstehenden Druck ein Zerfall

der Leberlappen ein. Ihre Zellen werden mehr oder weniger getrennt und füllen zum großen Teil den Hohlraum dorsal des Magens aus. Später, so meint er, werden aufs neue Leberlappen (zusammenhängende) gebildet. Auch die Magenwand kommt nicht ohne Schaden davon, sie bricht infolge des Druckes und der Verschiebung der Leberlappen an einigen Stellen auf und einige der getrennten Leberzellen finden ihren Weg in diese Öffnung des Magens. Scheinbar lebt der Embryo nun einige Tage von so in seinen Magen gelangten Leberzellen, bis sich die Verhältnisse wieder geordnet haben. — Wenn dieser Vorgang sich nun bei Arca ähnlich abspielte, so meine ich, wäre es nicht allzu schwer, sich vorzustellen, daß sich in der Bruchzone des Magens bei dieser Gelegenheit neue Lebermündungen sekundär anlegen und sich weiterhin erhalten. Auf diese Weise kommt das Verhalten der Lebermündungen bei Arca unserem Verständnis wenigstens etwas näher. Asymmetrie in der Anordnung der Leberausführungsgänge beschreibt übrigens auch Stempell (vgl. Stempell 1898, p. 387) bei den Nuculiden, nur ist die Zahl dort weit kleiner (nämlich drei, einer rechts, zwei links) als bei den Arcaceen.

In der Pars cardiaca und dem vorderen Fundusteil weist der Magen ventral dasselbe Epithel auf wie der Ösophagus, ein ziemlich hohes mit Flimmern versehenes Prismenepithel (vgl. Fig. 10 u. 11), das nur in der Umgebung der Lebermündungen zu einem weit niedrigeren modifiziert erscheint (vgl. Fig. 11). Dorsal dagegen ist der vordere Blindsack in der Regel zunächst mit einem Falten vortäuschenden, Zotten bildenden, bewimperten Prismenepithel ausgestattet, in dem Stellen höheren mit solchen niederen Epithels abwechselnd ineinander übergehen (vgl. Fig. 10). Nach hinten zu, in dem Fundusteil des Magens — der bei A. barbata zuerst eine dorsal zugespitzte (Fig. 11), dann eine wappenschildähnliche (Fig. 13) Form im Querschnitt zeigt — geht dies dorsale Epithel in leistenartige Verdickungen bedeutend höheren bewimperten Prismenepithels über, die, selbst unregelmäßig angeordnet, unregelmäßig verlaufende Rinnen zwischen sich fassen (vgl. Fig. 11). Lateral gehen beide Epithelien ineinander über. In einer solchen lateralen Übergangszone im Fundusteil des Magens von A. barbata fand ich eine sich von den angrenzenden hochprismatischen Epithelleisten erheblich unterscheidende Stelle niedrigeren Epithels, das aus zweierlei verschiedenen Zellen zusammengesetzt war (vgl. Fig. 20), welche ich mit einer ca. 2000-

fachen Vergrößerung, — deren Ermöglichung ich der Güte Herrn Prof. Dr. STEMPELLS verdanke — untersuchen konnte. Dabei ergab sich die Tatsache, daß hier immer ein Bündel von wenigen Zellen dunkleren Inhaltes kontinuierlich abwechselt mit einem Zellkomplex einer etwas größeren Anzahl von Zellen hellerer Färbung. Beide Zellarten führen einen länglichen ovalen Kern mit diffuser Kernmasse, der bei ersteren mehr distal, bei letzteren mehr basal oder medial gelegen ist. Die dunklen Zellen laufen basal spitz zu und sind distalwärts mit je einem langen Wimperbüschel versehen, an dessen Grunde man außer kleinen punktartigen Knötchen noch eine tiefschwarze Strichelung wahrnehmen kann. Letzterer ist offenbar der Sitz der einzelnen Wimpern, wenigstens kann man sie bis da hinein deutlich verfolgen. Zwischen diesen Wimperwurzeln und dem eigentlichen Zelleib ist jedesmal eine kleine hellere Zone bemerkbar, die ich als untere Grenze der Cuticula auffassen möchte; demnach wurzelten die Wimperbüschel in der Cuticula. Die helleren Zellen haben ein distal und proximal annähernd gleich weites Lumen, sie tragen distal auch Wimperbüschel, die aber im Gegensatz zu den eben beschriebenen keine Knötchen aufweisen und außerdem nach der Mitte zu sich zusammenschließen, während bei ersteren die Wimperbüschel gesondert bleiben. Die Wimpern sind außerdem hier etwas kürzer, und durch das Zusammenschließen entsteht ungefähr das Bild einer gemeinsamen Wimperflamme; ihr Wurzelsitz ist auch hier aus der schwarzen Strichelung kenntlich. Die dunklen Zellen überragen die hellen wie durch ihre Wimperbüschel, so auch durch die Länge ihrer Zellen um weniges. Unter sich sind sie alle gleich hoch, während die hellen in der Nachbarschaft der dunklen höher sind als in der Mitte zwischen ihnen, so daß ihre Grenze nach dem Mageninnern zu eine konkave Linie bildet. Noch muß ich erwähnen, daß sich gewöhnlich in der Nähe des basalen Teiles der dunklen Zellen oder unmittelbar ihnen angelagert (vgl. Fig. 20), doch meist in der basalen Region der hellen Zellen gelegen, ein rundlicher bei Hämatoxylinfärbung tiefblauer Kern mit hellerer Umgrenzung befindet, über den ich Sicheres nicht auszusagen vermag. Man könnte ja vermuten, daß es sich um Nerven handle, und daß die dunklen Zellen vielleicht Sinneszellen wären; indessen Fortsätze nach irgendwelcher Richtung konnte ich von diesem Gebilde nicht entdecken, und so bleibt diese Vermutung zweifelhaft.

Wahrscheinlicher indessen hat es mit diesen dunklen Kernen folgende Bewandtnis: In dem ganzen Epithel des Darmtractus der Arcaceen kommen fortgesetzt Drüsen vor, einzellige Drüsen mit einem basalen Kern, wie ich solche aus dem Magen von A. barbata (L) in Fig. 12 und aus dem Magendarm in Fig. 18 u. 19 bei stärkerer Vergrößerung dargestellt habe. Daß sie auch im Ösophagus vorkommen, habe ich schon erwähnt, und in den übrigen Teilen des Darms — namentlich im Dünn- und Dickdarm (vgl. Fig. 22), weniger im Enddarm — sind sie auch vertreten. Nach meiner Ansicht nun dienen diese Drüsen in der Hauptsache der Verdauung; daran zu denken ist zum mindesten das Nächstliegende, und erst, wenn jemand nachweist, daß sie auf die Verdauung keinen Einfluß haben, halte ich es für angebracht darüber nachzudenken und Untersuchungen darüber anzustellen, zu welchem anderen Zwecke sie dienen könnten. Die Wissenschaft zwar ist den umgekehrten Weg gegangen, so war es bei der Frage nach der Bedeutung des Kristallstieles, so war es auch bei diesen Drüsen. Immer das Fernliegendste wurde zuerst angeführt, bis man schließlich Schritt für Schritt die einfache und der Wahrheit wohl am nächsten kommende Begründung fand. Jegliche differenzierte und besonders lokalisierte Speicheldrüsen, wie wir sie bei anderen Klassen der Mollusken vorfinden z. B. bei Gastropoden und Cephalopoden, fehlen ja — wenn man nicht annehmen will, daß die Hepatopankreas deren Funktion mit übernommen habe — den Lamellibranchiern durchgehends. Zum Ersatz dafür ist eben, so nehme ich an, das ganze Darmepithel mit diesen einzelligen meist birnförmigen Drüsen versehen. Ist die Drüse mit Sekretstoffen prall gefüllt, so erscheint sie (nach Hämatoxylinfärbung) tiefdunkel und liegt mit ihrem Hauptteil distal zwischen den übrigen Epithelzellen; also immer dem Hohlraum des Darmteiles zugewandt, in dem sie sich befindet, bereit, ihr Sekret im Bedarfsfalle in den Hohlraum zu ergießen. Der Kern ist in der gefüllten Zelle oft schwer oder gar nicht aufzufinden, er liegt immer am basalen Ende der Sekretmasse. Ist das Sekret ausgepreßt, so scheint der Kern in der leeren Zelle langsam in die Tiefe zu sinken, wie Fig. 12 zeigt, und sich dort ganz basal, unmittelbar über der Basalmembran des Epithels festzusetzen. Der Zelleib erscheint nun entweder weiß, wie in Fig. 12 (und Fig. 22 im Querschnitt durch die Epithelzellen) oder man sieht nichts mehr von ihm, weil er kollabiert ist und die angrenzenden Epithelzellen seinen Raum ausgefüllt haben. In diesem Falle ist der basale Kern nur

von einem kleinen weißen Hof umgeben. — Dies alles mußte ich vorausschicken, um meine Ansicht verständlich zu machen. Ich glaube nämlich, um nun wieder auf die Fig. 20 zurückzukommen, mit einiger Berechtigung annehmen zu dürfen, daß es sich auch in vorliegendem Falle um Kerne kollabierter Drüsenzellen handelt, die in die Tiefe gerutscht sind und mit Nerven nicht das mindeste zu tun haben.

Dorsal und lateral von dieser Stelle bemerkt man auf dem hohen Zylinderepithel eine doppelt konturierte Cuticula und Cilien von beträchtlicher Länge, die ebenso tief unter der Cuticula ihren Anfang nehmen, wie sie nach außen hin sie überragen. Früher hat man offenbar diese Cuticula im Magen der Mollusken für eine besondere strukturlose Membran gehalten, denn Leydig (vgl. Leydig 1850, p. 162) wendet sich energisch gegen diese Auffassung und macht in einer Fußnote besonders darauf aufmerksam, daß man an isolierten Flimmerzellen sehen könne, daß das flimmertragende Ende in Wirklichkeit nur verdickt sei, und daß diese verdickte Stelle das Licht stärker breche (es handelt sich um Magenzellen von Helix hortensis), wobei dann durch Aneinanderlagerung der verdickten Stellen das Bild einer homogenen, glashellen, strukturlosen Membran entstehe.

Über eine Erscheinung, die ebenfalls im Fundusteil des Magens von A. barbata (L) aber ventral und hinter der Lebermündungszone uns entgegen tritt muß ich noch berichten, weil sie jedem Beobachter auffallen wird. Das ventrale Magenepithel geht hier plötzlich aus niedrigen fast kubischen Wimperzellen in hochprismatische über mit länglichen ovalen Kernen, deren Kernkörperchen von diffuser körniger Art ist. Die Wimpern reichen mit ihren Wurzeln enorm tief in den Zelleib hinein (vgl. Fig. 21). Die Zellen reihen sich dicht aneinandar und sind von einem mäßig dunklen Inhalt erfüllt. An manchen Stellen nun sieht man zwischen ihnen, namentlich in ihrer Basalregion, Hohlräume auftreten von der Breite mehrerer Zellen und ganz ohne Färbung. Diese Hohlräume sind unregelmäßig angeordnet, haben keine eigenen Wandungen und scheinen von den in ihnen liegenden runden Zellen hervorgerufen zu sein. Diese kleinen runden Zellen haben einen deutlich sichtbaren, meist exzentrisch gelegenen Kern und liegen in großer Anzahl in den Hohlräumen. Nach meiner Ansicht handelt es sich hier um Amöbozyten oder Phagozyten, die aus dem Schizocoel in das Epithelgewebe eingedrungen sind, um sich dort mit Nahrungsstoffen zu beladen. Nach List

(vgl. LIST 1902, p. 268) nämlich berichtet CARAZZI (vgl. CARAZZI, DAV. 1. Contributio all' istologia e alla fisiologia dei Lamellibranchi. 2. Ricerche sull' assorbimento del ferro nel' Ostrea edulis L, in: Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Hist. Bd. XIV, p. 117—147 [zitiert nach LIST 1902, p. 268]), dessen Arbeit mir leider nicht vorgelegen hat, über Amöbozyten bei Ostrea edulis, die auf der Wanderung in die Epithelien des Ösophagus begriffen sind, um sich mit Nahrungsstoffen zu beladen und diese nach den Assimilationsorganen zu transportieren. Durch diese Notiz kam ich auf den Gedanken, daß es sich hier vielleicht um ähnliche Gebilde handeln könnte, zumal der Magen für Phagozyten entschieden eher die Möglichkeit bietet, sich mit Nahrungsmaterial zu versehen als der Ösophagus. Es würde sich also hier, wenigstens zum Teil, die Resorption der Nahrungsstoffe abspielen, nur zum Teil natürlich, denn in erster Linie kommt ja nach LIST (vgl. LIST 1902, p. 291) die Leber als Resorptionsorgan in Betracht. Indessen konnte ich diese Zellen nur bei A. barbata (L) beobachten an zwei Exemplaren, die Herr Prof. Dr. STEMPELL in Neapel nach einer vorzüglichen Methode konserviert hat; und wenn ich sie auch bei zwei weiteren Exemplaren derselben Art nicht gefunden habe, so glaube ich doch nicht, daß es sich etwa um Parasiten handelt, denn selbstverständlich wird man die Phagozyten nur dann im Magenepithel vorfinden, wenn die physiologischen Bedingungen dazu gegeben sind. Die anderen Arten erwiesen sich für so feine Beobachtungen als nicht genügend gut konserviert, mit Ausnahme von Arca Platei, wo ich an einer Stelle des hinteren Magenepithels ähnliche Verhältnisse antraf.

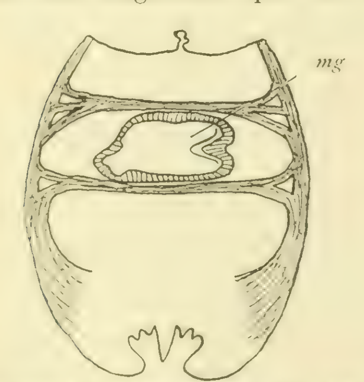
Ventral wird nun das Magenepithel immer höher und bildet beim Übergang zur Pars pylorica (in den Magendarm) einen richtigen Wulst.

Dorsal liegt kurz vor der Grenze vom Fundusteil des Magens zur Pars pylorica etwas links lateral meist ein recht unbedeutender kleiner Blindsack, in den bei einigen Arten von vorn noch ein Leberschlauch münden kann. Dieser kleine Blindsack, in dem zuweilen eine dorsale Rinne mit niedrigem Wimperepithel ihr Ende findet, entsteht dadurch, daß links lateral unter ihm eine äußere Magenwandfurche auftritt (vgl. Fig. 13), die natürlich nach innen hin als Epithelvorbuchtung in Erscheinung tritt. In dem außerhalb der Magenwandfurche gelegenen Bindegewebe verläuft bei Arca barbata (L.) ein Blutgefäß (Fig. 13, b). Hinter dem

Blindsack geht das Epithel der Epithelvorbuchtung direkt in das hochprismatische dorsale Wimperepithel über (vgl. Fig. 15).

Diese innere, links laterale Epithelvorbuchtung nun ist noch aus einem zweiten Grunde erwähnenswert, denn sie ist es, die bei Arca barbata (L.) die vordere Spitze der flèche tricuspide trägt. Ihrem sehr hohen Prismenepithel (vgl. Fig. 13 *flt*) liegt der „dreizackige Körper" dicht an und greift weiter hinten auch auf das dorsale Epithel über (vgl. Fig. 15 *flt*), um so sich bis tief in die Pars pylorica hin zu erstrecken, wo er dann allmählich ein Ende nimmt. Hat er sich an einer Stelle einmal vom Epithel etwas abgehoben, so sieht man deutlich, daß er an der dem Epithel zugewandten Seite aus kleinen Kügelchen und Tröpfchen sich zusammensetzt, die nach dem Mageninnern hin zu der bekannten weißlichgelben geschichteten Schleimmasse verschmelzen. Hieraus geht deutlich hervor, daß die flèche tricuspide kein Cuticularprodukt ist, sondern aus sezernierten Tröpfchen hervorgeht, wie auch List (vgl. List 1902, p. 269 u. 270) annimmt.

Bevor nun der Magendarm in ventraler Richtung vom Magen sich in den Fuß hinabsenkt — bei A. barbata von ventral links am Magen nach unten rechts im Fuß — erfährt der Magen selbst, der durch das Gewicht des ventralen Teiles unter Umständen große Zugkräfte auszuhalten hat, eine kleine Unterstützung durch transversale Muskelbänder, die ihn in seiner horizontalen Lage halten. Bei Arca (Barbatia) Platei ist nur ein transversales Muskelband vorhanden, das sich ventral vom Magen unmittelbar vor dem Magendarm quer von einer Körperwand zur andern hinzieht und sich jederseits mit drei Wurzeln an der Körperwand inseriert. Solche Muskelquerbänder durchsetzen zwar den Körper auch vor und hinter dieser Stelle öfters in transversaler Richtung, wohl zu dem Zweck, dem Körper einen besseren Zusammenhalt zu geben, immerhin aber scheinen sie mir an dieser Stelle auch für den Magen von Belang zu sein. Einen geradezu kunstvollen Aufhängeapparat aus transversalen Muskelbändern haben wir bei Arca barbata (L.) vor uns (vgl. Textfig. 1 u. Fig. 13). Hier zieht zunächst am Ende des



Textfig. 1. Arca barbata (L.) Aufhängeapparat des Magens.

Fundusteils ein jederseits mit zwei Wurzeln entspringendes Muskelband quer unter dem Magen her, so daß die ventrale Magenwand eine Hebung in dorsaler Richtung erfährt. Diesem einen ventralen entsprechen dorsal zwei Muskelbänder, die in kurzem Abstand, der erste unmittelbar hinter dem kleinen Blindsack mit jederseits drei Wurzeln, der zweite gegen Ende der Pars pylorica die dorsale Magenwand überspannen und — besonders der hintere — den Magen in ventraler Richtung herunterzudrücken suchen, damit dorsal allmählich für den Enddarm Raum geschaffen wird. Der Magen wird also hier von einem Muskelnetz richtig umsponnen (vgl. Textfig. 1). Sollte das bloßer Zufall sein und in Wirklichkeit nur dem Zusammenhalt des Körpers dienen? Nein, ich glaube, wir können hier ruhig von einem Muskelapparat reden, der geeignet scheint, den Magen einigermaßen in seiner Höhe zu halten. Mit um so größerem Rechte, als dem Magen ja ein eigentlicher bindegewebiger Aufhängeapparat fehlt, wenn man nicht ganz feine bindegewebige Faserstränge, die sowohl von dorsal wie von beiden lateralen Seiten her hie und da an den Magen herantreten, als solchen auffassen will, was mir als allzu gewagt erscheint.

Diese Art, den Magen in bestimmter Höhenlage zu halten, ist, wie gesagt, nirgends so deutlich ausgeprägt, wie bei Arca barbata (L.). Bei den anderen Arca-Arten, z. B. bei Arca angulata, ist stellenweise eine Art bindegewebigen Aufhängeapparates vorhanden, der zum Teil lateral, namentlich an den vorderen Magenwänden, angreift und den Magen spindelförmig nach den Seiten auszieht, zum Teil dorsal sich ansetzt, so in der hinteren Magenregion. Ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei Arca noae. Irgendwie muß ja der Magen bei allen Lamellibranchiern durch bindegewebige oder muskulöse Elemente festgehalten werden, weil er sonst auf die ihn umgebenden Leber- resp. Eischläuche unter Umständen doch zu arg drücken könnte. So habe ich denn auch bei allen von mir untersuchten Formen feststellen können, daß fortgesetzt feine bindegewebige oder auch schwach muskulöse Faserstränge von allen Seiten aus den umliegenden Geweben mit der Magenwand in Verbindung treten und zu seiner Befestigung beitragen.

Auf den Fundusteil des Magens folgt nun die Pars pylorica mit dem Magendarm. Dieser hängt bei allen Arten der Gattung Arca im wesentlichen nicht median, sondern unter einer Seite des Magens, bald rechts, bald links, und ragt mit seiner

ventralen Spitze meist bis unter die andere Magenseite, manchmal auch noch ein Stück darüber hinaus. Er hat also im Weichkörper der Muschel eine schräg von oben nach unten ziehende, meist nach vorn gerichtete Lage. Gewöhnlich ist er nicht gerade gestreckt — mit Ausnahme von Arca Platei, wo er sich ziemlich senkrecht in den Fuß hinunter erstreckt — sondern meist beschreibt er mit der der Mediane zugewandten Seite (innere) einen konkaven und mit der äußeren Seite einen konvexen Bogen. Seine Größe und Form ist sehr variabel, hier mehr sackförmig (Arca Platei), dort eher gekrümmt schlauchförmig (Arca barbata). Seiner Natur nach besteht er aus zwei ganz verschiedenen Teilen. Es läßt sich nämlich vom Magen her eine Rinne in ihn hinein verfolgen (vgl. Fig. 15 *d*), die mit einem — im Verhältnis zu dem anderen Teil — sehr niedrigen, bewimperten Prismenepithel ausgekleidet ist und sich sehr deutlich von ihrer Umgebung abhebt. Diese Rinne, die bei einzelnen Arten von beträchtlicher Tiefe und Breite (vgl. Fig. 17, 18, u. 19 *d*), bei anderen weniger ausgeprägt ist (vgl. Fig. 16), stellt den eigentlichen Darm dar, der andere Teil entspricht dem Kristallstielcoecum anderer Muscheln. Ich schließe mich in der Auffassung dieses Organes vollkommen dem an, was nach List[1]) Autoren wie Purdie, Sabatier und Barrois (letzterer bei Cardium edule, Mytilus edulis und galloprovincialis) festgestellt haben und dem List (vgl. Th. List 1902, p. 270) folgendermaßen Ausdruck gegeben hat: „An den Magen schließt sich (es handelt sich um Mytilus galloprovincialis) der Magendarm (vgl. Taf. 22, Fig. 2) an, der äußerlich betrachtet ein abgeplattetes Rohr darstellt, das auf dem Querschnitte oval ist. Durch zwei gegenüberliegende hohe Epithelwülste (*Ep W*) wird dieses Rohr in zwei Kanäle getrennt, die ein sehr verschieden großes Lumen besitzen und durch einen schmalen Querkanal in Verbindung stehen. Der Kanal mit dem größeren Lumen beherbergt den Kristallstiel (*Kr*), der mit dem kleineren Lumen ist der eigentliche Darm, in dem die überschüssigen und unverdauten Stoffe weiter transportiert werden. Jener liegt gewöhnlich auf der dorsalen, dieser auf der ventralen Körperseite." Setzt man für dorsal: Außenseite und für ventral: der Mediane zugewandte Seite, so stimmt das Gesagte auch annähernd für Arca. Nur sind die Epithelwülste hier zum Teil noch nicht in dem Maße vorhanden, wie List es bei den Mytiliden beschreibt

1) Nach List zitiert.

(vgl. Fig. 16 u. 17). Einen eigentlichen Kristallstiel mit regelmäßigen Schichtungen, wie ihn die Mytiliden aufweisen, habe ich zwar nur bei Arca barbata (L.) gefunden; aber das kann verschiedene Ursachen haben, zum Teil liegt es wohl daran, daß sämtliche Tiere seit langer Zeit in Alkohol konserviert waren und daß für die Verarbeitung zu Schnittserien natürlich noch andere Chemikalien auf sie eingewirkt haben und damit auch auf einen etwa vorhanden gewesenen Kristallstiel. Ich zweifle aber nicht daran, daß die Gattung Arca allgemein einen Kristallstiel, wenn auch vielleicht nicht einen vollkommen typischen, besitzt, zumal ich sehr häufig Reste eines solchen aufgefunden habe.

In der Literatur über dieses vielbehandelte, lange in seiner Bedeutung verkannte, erst von MITRA wohl richtig gedeutete, spezifische Molluskenorgan findet sich zwar überall die Angabe, daß die Kristallstielscheide bei den Arciden schwach entwickelt sei, so z. B. bei HESCHELER (vgl. HESCHELER, 1900, p. 308), niemand aber gibt etwas Genaueres darüber an[1]. Damit verhält es sich nun folgendermaßen:

Arca gehört nicht zu den Lamellibranchiern, die ein gesondertes Kristallstielcoecum zur Erzeugung des Kristallstieles besitzen, sondern sie ist in eine Reihe zu stellen mit den Arten, die, wie z. B. auch die Mytiliden und Najaden, einen Kristallstiel in einer Darmrinne beherbergen. Zwar scheint die Sache eigentlich umgekehrt zu sein, insofern als die Rinne für den Kristallstiel vielmal größer ist als der eigentliche Darm (vgl. Fig. 16 u. 17) und man der Form nach vielmehr sagen müßte, der Darm bilde nur eine Rinne der Kristallstielscheide. Aber entwicklungsgeschichtlich, so wird man wohl annehmen müssen, hat sich der Kristallstiel sicher zuerst in einer Rinne des Darmes angelegt (oder besser: ist sezerniert worden), die sich dann allmählich so ausgeweitet hat, daß sie heute den bei weitem größten Raum des Magendarmes beansprucht und der eigentliche Darm, wie gesagt, als Rinne der Kristallstielscheide erscheint. Beide Teile zusammen

---

1) Auch PELSENEER schreibt (1891, p. 236): „Le cæcum et le stylet ne sont pas encore développés dans les Nuculidae et Solenomyidae; ils ne le sont qu'un peu dans les Arcidae.“ Ich bemerke aber, daß diese Stelle im Widerspruch steht mit folgender (PELSENEER 1891, p. 160), wo derselbe Autor über Nucula berichtet: „En arrière, assez dorsalement et du côté gauche, l'estomac présente un petit cæcum court, contenant un petit stylet cristallin, continu avec le revêtement cuticulaire de l'estomac.“

also stellen den sogenannten Magendarm dar, eine Bezeichnung, die zwar nicht das Wesentliche trifft, deren man sich aber zur Unterscheidung von anderen Darmteilen ohne Schaden bedienen kann. Nicht bei allen Arca-Arten tritt zwischen diesen besagten beiden Teilen der Unterschied sofort ins Auge, und ihre Abgrenzung gegeneinander zeigt einige nicht unwesentliche Verschiedenheiten. Meine Untersuchungen beschränken sich in diesem Punkte auf Arca (Barbatia) Platei und Arca (Barbatia) barbata (L.), aus dem Grunde, weil sie einerseits die größten Gegensätze[1]) aufweisen und andererseits, weil sie zufällig als zur histologischen Verwertung (Konservierung!) am geeignetsten sich für mich erwiesen.

Der Unterschied zwischen dem Magendarm von Arca Platei und dem von Arca barbata ist in drei Momenten gegeben:

1. in der Tiefe der Darmrinne (*d*),
2. in der Höhe der sie umrandenden Epithelwülste (*Ep W*),
3. in der Weite der zwischen beiden Kanälen befindlichen Längsspalte[2]).

Bei Arca Platei ist die Darmrinne in der Hauptsache nur daran kenntlich, daß sie ein weit niedrigeres Epithel hat als die Kristallstielscheide und daß ihr Epithel feine kurze Wimpern trägt (vgl. Fig. 16 *d*); ihre Tiefe ist dementsprechend nur gering. Was die sie umrandenden Epithelwülste angeht, so sind dieselben zwar vorhanden, aber nur schwach ausgeprägt. Bei diesen Prämissen ist es von vornherein klar, daß die Längsspalte zwischen Darmrinne und Kristallstielscheide ein ziemlich weites Lumen besitzt und keineswegs als solche in die Augen fällt. Außer durch das niedrige Epithel wird man erst durch die in ihr liegenden Nahrungspartikelchen darauf aufmerksam, daß wir hier wirklich die Darmrinne vor uns haben.

Arca barbata (L.) steht zu diesen Verhältnissen in einem ziemlich großen Gegensatze: 1. weist die Darmrinne (*d*) hier eine ganz respektable Tiefe auf (vgl. Fig. 17, 18 und 19); 2. treten umrandende Epithelwülste von bedeutender Höhe in Erscheinung,

1) Es ist sehr auffallend, daß gerade die beiden sonst so nahe verwandten Barbatia-Arten hierin so große Unterschiede zeigen.

2) Statt der LISTschen Bezeichnung „Querkanal" dürfte der Ausdruck „Längsspalte" eher dem Wesen der Sache entsprechen, denn ein Querkanal ist doch nur auf dem Querschnittsbilde vorhanden.

und 3. ist infolgedessen die Längsspalte ziemlich eng (vgl. besonders Fig. 19).

Auch rein äußerlich morphologisch betrachtet besteht in der Weite des Magendarmes im Verhältnis zum Magen zwischen den beiden Arten ein ziemlich großer Unterschied, der allerdings bei Arca Platei einerseits und bei Arca angulata sowie Arca noae andererseits noch weit größer ist (vgl. die Tabelle). Die Zahlen der Tabelle stellen das Verhältnis der Weite des Magendarmes (am Magen) zur Längenausdehnung des Magens in Prozenten dar, und man kann da eine Reihe aufstellen, in der Arca Platei an erster Stelle steht, worauf Arca lactea, Arca barbata (L.) und Arca angulata folgen, und schließlich Arca noae als Form mit der geringsten Weite des Magendarms den Beschluß bildet.

Doch wenden wir uns den interessanteren histologischen Verhältnissen zu! Das Auffallendste, was den Magendarm sofort als sochen kenntlich macht, ist das hochprismatische Borstenepithel in der Kristallstielscheide. Ein äußerst dichter Besatz starrer, langer Borsten auf dicker, stark lichtbrechender Cuticula, das ist das Hauptcharakteristikum dieses Epithels, das sich sowohl gegen das Magenepithel, wie gegen das der Darmrinne und der sie umrandenden Epithelwülste in schroffer und nicht zu verkennender Weise absetzt (vgl. Fig. 15—18). Die Epithelzellen selbst sind hochprismatisch und führen einen länglich-ovalen Kern mit verzweigtem Chromatingerüst. Zwischen ihnen liegt hin und wieder eine der üblichen Drüsenzellen (vgl. Fig. 16—18), wie überall im Darmtractus. Ich will noch bemerken, daß die Epithelzellen sowohl der Kristallstielscheide wie der Darmrinne und ihrer Randwülste einer deutlichen Basalmembran aufsitzen, einer durchaus homogenen hellen Schicht, auf welche nach außen hin eine Ringmuskelschicht folgt mit länglichen Kernen, die unter den Epithelwülsten (*Ep IV*) besondes stark ausgebildet ist (vgl. Fig. 17 u. 18). — Genau so sind übrigens auch diese Verhältnisse beim Magen. — Die Zellen des Borstenepithels sind zudem alle von fast gleicher Höhe (vgl. Fig. 17), nur an der Grenze gegen die Epithelwülste zu etwas an Höhe zunehmend, und verschaffen dem Querschnitt der Kristallstielscheide ein sehr regelmäßiges Aussehen.

Im Gegensatz hierzu sind die Epithelwülste an den Rändern der Darmrinne nur mit feinen, weniger langen Cilien versehen, und außerdem überragen ihre ebenfalls hochprismatischen Zellen die ihrer beiderseitigen Umgebung an Länge um ein ganz beträchtliches Stück; zudem führen sie, entsprechend

ihrer Länge, bedeutend gestrecktere Kerne als die anderen Zellen. — Was mir aber an den Epithelwülsten das Wesentlichste zu sein scheint, ist dies, daß zwischen ihren langen Wimperzellen eine erstaunlich große Menge von Drüsenzellen liegt, wie ich an einer Schnittserie von Arca barbata (L.) beobachten konnte. Diese Drüsenzellen sind natürlich nur dann besonders gut sichtbar, wenn sie mit der Sekretmasse prall gefüllt sind (vgl. Fig. 19); haben sie dagegen das Sekret von sich gegeben, so werden wir immer nur Bilder haben wie in Fig. 18, das heißt, wir sehen dann von den kollabierten Drüsenzellen in der Hauptsache nur die in die Tiefe gerutschten Kerne. Einige gefüllte Drüsenzellen sieht man aber immer, denn man darf wohl nicht annehmen, daß sie alle gleichzeitig ihr Sekret ausstoßen.

Was endlich die Darmrinne angeht, so habe ich ja schon erwähnt, daß ihr Epithel zwar auch noch prismatisch ist, aber weit niedriger als die beiden anderen Epithelarten. Eine Cuticula tritt, ebenso wie bei den Epithelwülsten, nur schwach hervor, während das Borstenepithel eine derbe, stark lichtbrechende besitzt. Der Cilienbesatz ist fein und ziemlich kurz wie der des Ösophagus.

Nicht unerwähnt lassen möchte ich noch eine Ansicht, die sich mir aufdrängte bei der Betrachtung der Berührungsstelle der Zellen der Epithelwülste [bei Arca barbata (L.)] und der Zellen des Borstenepithels einerseits und der Zellen der Darmrinne andererseits. Es fiel mir nämlich auf, daß die Zellen des Borstenepithels und der Darmrinne mit ihrer Längsseite sich gegen die Zellen der Epithelwülste konvex vorwölben (vgl. Fig. 17, auch 18 und 19), sich sozusagen mit gekrümmtem Buckel dagegen stemmen. Dadurch werden natürlich die Wulstzellen in ihrer Lage arg bedrängt und die Wülste bekommen in ihrer Mitte eine bedeutende Einschnürung. Infolgedessen benutzen sie am distalen Ende, wo sie ja die Zellen ihrer Umgebung weit überragen, die Gelegenheit, sich seitlich auszudehnen, gewissermaßen überzuquellen. Dadurch nun entsteht ein äußerst eigentümliches Bild, wie es die Fig. 17 einigermaßen treffend wiedergibt.

Wodurch ist nun diese Einzwängung entstanden und was hat sie für einen Zweck? — Um uns davon ein Bild zu machen, wollen wir einmal annehmen, die Differenzierungen des Magendarmes seien noch nicht so weit vorgeschritten, wie wir sie tatsächlich heute vorfinden, sondern wir hätten ein im wesentlichen gleich hohes Epithel, das indessen schon aus Borstenepithel, einem Epithel-

streifen mit kürzeren Wimpern, an dem der den Magen verlassende Chymus entlang glitte, und ferner aus einer, zwischen den beiden, jederseits von letztgenanntem Epithelstreifen gelegenen Stelle bestünde, in der besonders viele einzellige Drüsen lokalisiert wären. Wie gesagt, sollen die Epithelien noch von ungefähr gleicher Höhe sein, also noch ohne Differenzierung von Wülsten. Stellen wir uns nun vor, die Drüsen hätten in der Mehrzahl ihr Sekret entleert, so würde zu beiden Seiten dieser Stelle, an der wir uns die Drüsen lokalisiert dachten, ein Überdruck entstehen von den angrenzenden Zellen; denn die Drüsenzellen müßten naturgemäß nach der Sekretabgabe kollabieren, und folglich würde diese Epithelstelle, die vorher mit gefüllten Drüsenzellen den ihr zustehenden Raum völlig ausfüllte, nun nicht mehr dazu imstande sein. Da nun die Sekretmassen zuerst aus den unteren basalen Partien der Drüsenzellen entschwunden sein werden, so muß der seitliche Druck zuerst auftreten, und die Folge wird sein, daß sich die Zellen des beiderseits angrenzenden Epithels an der Stelle konvex vorwölben, sich dagegen stemmen werden; und durch diese Bewegung wird der Rest der Sekretmassen aus den distalen Enden der Drüsenzellen mit größerer Gewalt hervorgepreßt werden. Um unsere Vorstellung weiter fortzuführen, so müssen wir uns nun denken, daß in den Drüsenzellen sich das Sekret allmählich wieder erneuern und somit die Zellen wieder ausfüllen wird. Dadurch würde dann der seitliche Überdruck der angrenzenden Epithelzellen allmählich wieder aufgehoben werden, bis sich schließlich der beschriebene Vorgang der Sekretabsonderung von neuem wieder abspielen würde. — Wir werden wohl annehmen dürfen, daß im Laufe der Zeit, wenn sich diese Vorgänge immer und immer wiederholten, die Zellen der Epithelstrecken mit den Drüsen — infolge der Wiederholung und des nach und nach stärker werdenden seitlichen Druckes bei der Vorwölbung der angrenzenden Zellen der Darmrinne und des Borstenepithels — sich verlängerten und gewissermaßen über die anderen hervorquollen, so daß sie nach und nach den Anblick wulstartiger Erhebungen darboten. So ist auch vielleicht eine Eigentümlichkeit der Drüsenzellen unserem Verständnis näher gerückt, nämlich die, daß die Drüsenzellen in der Regel gar nicht so tief herunterreichen zwischen den Epithelzellen, bis sie auf die Basalmembran stoßen, sondern daß man sie meist — wie Fig. 18 und 19 zeigen — auf der Hälfte der Epithelzellen endigen sieht, gewöhnlich noch oberhalb der Stelle, wo letztere ihren Kern bergen. Wir können das leicht

verstehen, wenn wir uns klarmachen, daß ja die Drüsenzellen nach der Sekretabgabe zunächst versuchen werden, durch Neubildung des Sekrets den seitlichen Druck wieder aufzuheben und die Vorwölbung der an die Wülste angrenzenden Epithelzellen wieder zurückzudrängen. Das wird ihnen aber nur zum Teil gelingen, denn die Epithelzellen sind kompakt und werden ihre einmal gewonnene Position nur durch einen Überdruck von seiten der mit Drüsen durchsetzten Wülste wieder aufgeben. Sie können aber auch gar nicht viel nachgeben, eben weil sie kompakt sind, und deshalb werden immer wieder die Wülste mit den Drüsenzellen der leidende Teil sein müssen, das heißt wenn die Drüsenzellen so weit gefüllt sind, daß sie, um noch mehr Sekretstoffe bergen zu können — und es könnte sich dabei nur um die basalen Partien der Drüsenzellen handeln — das seitlich an die Wülste angrenzende Epithel zurückdrängen müßten, um Platz zu gewinnen, dann werden die eigenen labilen Verhältnisse gegenüber der Stabilität jener Epithelzellen sie daran hindern. Diesen Umständen, glaube ich, haben wir es zuzuschreiben, wenn wir in der Regel die Drüsenzellen in den epithelialen Randwülsten des Magendarmes nicht über die am meisten eingeengte Stelle — das ist ungefähr die Mitte der Epithelzellen — hinunterreichen sehen.

Die Entstehung dieser merkwürdigen Einordnung der Wülste zwischen Darmrinne und Borstenepithel des Magendarmes dürfte hiermit hinreichend erklärt sein; wenn ich mir auch wohl bewußt bin, daß es sich hier nur um einen Erklärungsversuch handelt. Und nun der Zweck? — Wer meinen Standpunkt hinsichtlich der Entstehung teilt, dem kann der Zweck dieser Einordnung nicht mehr zweifelhaft sein, denn er hängt mit der Entstehungsursache eng zusammen und kann nach meiner Meinung nur der sein, durch den seitlichen Druck auf die Entleerung der Drüsenzellen hin zu wirken, ja vielleicht sogar dadurch eine gewisse Regelmäßigkeit in der Ausstoßung der Sekretmassen zu erzielen.

Nach List (vgl. List 1901, p. 271) bestehen die seitlichen Epithelwülste im Magendarm der Mytiliden aus zwei oder drei verschiedenen Elementen, nämlich aus neutralen Epitelzellen, sezernierenden Epithelzellen und aus Mucindrüsen. Diese Beobachtung kann ich für Arca nicht bestätigen, denn außer den Drüsenzellen unterscheide ich nur noch ein und dieselbe Art von Epithelzellen, nicht zwei verschiedene. Zudem halte ich dafür, daß es sich hier nicht um Mucindrüsen handelt, sondern daß

diese Drüsenzellen die Masse des Kristallstieles sezernieren, was ich noch des weiteren begründen werde an anderer Stelle.

Während das Borstenepithel und die Darmrinne sich in der Höhe ihrer Zellen im ganzen Magendarm so ziemlich gleichbleiben, kann man dasselbe nicht auch von den epithelialen Randwülsten behaupten, sondern ich habe regelmäßig beobachten können, daß diese Wülste von ziemlich unregelmäßiger Höhe sind, und daß ihre Zellen in dem ventralsten Teile des Magendarmes, besonders an der Stelle, wo die Darmrinne sich in den Dünndarm fortsetzt und demgemäß aus dem Magendarm lateral austritt, ihre größte Höhe erreichen. Überhaupt besteht der ventrale Boden der Kristallstielscheide nur aus einem großen Epithelwulst.

Die Histologie des Magendarmes hätten wir somit beendet, und wir wollen nun dazu übergehen, uns mit seiner physiologischen Bedeutung zu befassen.

Die Rolle der Darmrinne ist wohl ohne weiteres klar; sie ist weiter nichts als eine besonders differenzierte Stelle des Magendarmes, an welcher der den Magen verlassende Chymus in ventraler Richtung entlang gleitet, um weiterhin seinen Weg in den Dünndarm zu nehmen. Vielleicht indessen sind ihre Zellen auch dazu geeignet, an der Resorption der Nahrung an ihrem Teile mitzuwirken.

Weit schwieriger ist die physiologische Deutung der Kristallstielscheide mit ihrem Borstenepithel und den epithelialen Randwülsten. Man wird sich vielleicht wundern, daß ich fortgesetzt von einer Kristallstielscheide rede und noch so wenig über den Kristallstiel selber gesagt habe. Indessen das ist garnichts Verwunderliches, denn der Kristallstiel hat mit der Histologie nicht das geringste zu tun, er weist keine zelligen Elemente auf, sondern er ist durchaus ein Produkt der Sekretion und kann daher erst hier besprochen werden.

Was ist nicht alles über den Kristallstiel geschrieben worden, und wieviele Wege hat nicht der menschliche Geist versucht, um seine eigentliche Bedeutung zu verstehen und sein Wesen zu ergründen! Von Poli (1791), der den Kristallstiel meines Wissens zuerst erwähnt (auch bei Arca noae, vgl. Poli, 1795), bis Mitra (1901), der nach meiner Ansicht von den iüngeren Forschern seine Bedeutung am richtigsten erkannt hat — mochte er sich auch vielleicht hinsichtlich seiner Entstehung irren — vergingen 110 Jahre menschlicher Forschung über den Krystallstiel, deren Ergebnisse so vielgestaltig sind wie die Phan-

tasie der Menschen es zuließ. Es widerstrebt mir, die ganze Literatur und alle darin vertretenen Anschauungen hier des breiteren durchzugehen, zumal man das Wichtigste hierüber im Zusammenhang bei LIST (1902) nachlesen kann. Ich will nur kurz die verschiedenen Resultate anführen, zu denen Phantasie und Forschung nach O. v. FÜRTH (vgl. O. v. FÜRTH 1903, p. 182 u. 183) geführt haben: „Ältere Autoren", so schreibt er, „versuchten die physiologische Bedeutung dieses Gebildes in der verschiedenartigsten Weise zu erklären; der Kristallstiel wurde für ein Agglomerat unverdauter Nahrungsreste, für ein Verschlußorgan des Leberausführungsganges, für einen Rührapparat, ja sogar für ein Schwellorgan des Fußes, sowie auch für ein Produkt der Urinsekretion gehalten. Keine dieser Deutungen jedoch konnte einer schärferen Kritik standhalten." Weiterhin wies, nach v. FÜRTH, KRUKENBERG (1878) dem Kristallstiel eine mechanische Aufgabe zu, insofern er, in der Mitte des Darmrohres gelegen, die Speisemassen zwinge, das Verdauungsrohr in möglichst naher Berührung mit den Darmwänden zu passieren. HAZAY (1881) ließ ihn den für den Winterschlaf erforderlichen Vorrat an Eiweiß repräsentieren, eine Meinung, der sich HASELOFF (1888) anschließt, wenn er den Kristallstiel für eine durch Transformation überschüssiger Nahrung entstandene Anhäufung von Reservematerial hält. BARROIS (1889 u. 1890) hinwiederum, wie auch nach ihm F. E. SCHULZE (1890) meint, es handle sich einfach um eine epitheliale Absonderung, deren Aufgabe es sei, die Nahrungsmassen mit einer schlüpfrigen Hülle zu umgeben und so eine Verletzung des Darmes durch Fremdkörper zu verhindern. Damit noch nicht genug, erklärte COUPIN (1900) den Kristallstiel für eine Fermentanhäufung „un suc digestif, une sorte de comprimé de diastases, contenant beaucoup d'amylase, le tout noyé dans une matière muqueuse". O. v. FÜRTH schreibt dann weiter (l. c.): „Der gleichen Auffassung hat auch kürzlich Mitra (1901) Ausdruck gegeben: der aus einer eiweißartigen Substanz bestehende Kristallstiel sei ein Produkt der Leber; er werde in zähflüssigem Zustande sezerniert und sein in den Magen hineinragendes Ende werde langsam gelöst, wobei das darin enthaltene Ferment frei werden soll." „Es wäre aber doch wohl ungezwungener, anzunehmen," — meint O. v. FÜRTH (1903, p. 183) hierzu — „der vielumstrittene Kristallstiel sei eine einfache epitheliale Absonderung, die naturgemäß vermöge ihrer kolloiden Beschaffenheit aus den Verdauungssäften stammende Fermente ein-

schließen muß, als zu der ganz unmotivierten Hypothese eines „komprimierten“ Fermentes Zuflucht zu nehmen.“

Der Vollständigkeit halber will ich hier noch eine neuere Ansicht mitteilen, die O. v. FÜRTH noch nicht gekannt hat. Ihr Urheber ist TH. LIST (1902) und seine Auffassung ist folgende (p. 275): „Ich möchte geradezu im direkten Gegensatz zu HAZAY und HASELOFF behaupten, der Kristallstiel ist wegen der zu starken, reichlichen Nahrungszufuhr da, er soll, wie BARROIS gezeigt hat, die Nahrung, die überflüssig geworden ist, wegschaffen.“

Was nun meine eigene Stellung zu dem Problem des Krystallstieles anlangt, so will ich versuchen, sie an Hand zweier schon genannter Arbeiten darzulegen, nämlich an der von MITRA (vgl MITRA 1901), die mir bei weitem die beste und bedeutendste zu sein scheint und deren Resultate O. v. FÜRTH nicht annähernd verwertet und in das rechte Licht gesetzt hat, und der von LIST (vgl. TH. LIST 1902), die v. FÜRTH, wie gesagt, unbekannt geblieben ist.

Zunächst indessen fühle ich mich verpflichtet eine Frage der Priorität richtig zu stellen. Nach v. FÜRTH (1903, p. 183) muß man annehmen, daß BARROIS (1889 u. 1890) zuerst den Krystallstiel als epitheliale Absonderung betrachtete: das ist offenbar ein Irrtum, denn nach MITRA (1901, p. 591) hat bereits C. GEGENBAUR (1878) dasselbe behauptet, folglich ist auch GEGENBAUR der Urheber dieser Theorie.

MITRA hat zwar die Literatur über den Kristallstiel nur sehr eklektisch benutzt, aber dafür hat er seinen Gegenstand und seine Experimente mit so großer Klarheit und Geistesschärfe behandelt, daß ich mir nicht versagen kann, ausführlicher darauf einzugehen und so vielleicht etwas dazu beizutragen, daß man ihm die verdiente Anerkennung zollt. Nach MITRA (vgl. MITRA 1901: p. 591) gibt es nämlich nur vier Hypothesen, die sich mit dem Zweck und der Funktion des Kristallstieles befassen: nach der

1. ist er eine Sekretion des Darmepithels (GEGENBAUR), nach der

2. ein Rudiment des Radulasackes der Glossophoren (BALFOUR); die

3. betrachtet ihn als Exkretion des Darmepithels (CLAUS) und die

4. als Reservenahrungsstoff (SEDGWICK).

Von diesen, sagt Mitra, kommt die Ansicht Gegenbaurs der Wahrheit am nächsten „for it is in reality a secretion, a digestive ferment whose function it is to digest starch, i. e. to convert starch into a reducible sugar“.

Dies Resultat nimmt er voraus, und das ist ein Zeichen, daß er eben darauf den Hauptwert legt, daß es sich um ein Verdauungsferment handelt, welches Stärke in Zucker verwandelt. (O. v. Fürth, 1903, erwähnt das mit keinem Wort!).

Des weiteren führt unser Autor treffende Gründe gegen die zweite Hypothese (Balfour) ins Feld, wonach der Kristallstiel ebensowenig ein rudimentäres Organ sein kann, wie das Coecum eine rudimentäre Radulatasche und fragt dann mit Recht: „Warum sollte ein rudimentäres Organ sich wohl immer wieder bilden und wieder vergehen, ungefähr einmal am Tage?“ Das deutet vielmehr darauf hin, daß ein Zusammenhang besteht zwischen dem Stiel und irgend einer wichtigen Funktion des Tieres; und das ist in der Tat der Fall, nämlich „it is connected with the digestive function. Whenever digestion is going on actively in the animal, as evidenced by the presence of undigested and half digested food material in the stomach and first portions of the intestine, and of excrementitions matter in the last portion, one is sure to find the style. When that function is for any reason in abeyance, one fails to find it.“ Demnach ist ein zufällig negativ ausgefallener Befund noch längst kein Beweis, daß der Kristallstiel bei dem betreffenden Tiere nie ausgebildet wird. Entscheidend können da nur sein Untersuchungen nach Anstellung von Fütterungsversuchen und, wo das nicht möglich ist, solche nach Ausstattung der Krystallstielscheide mit Epithelwülsten mit Drüsen und mit Borstenepithel.

Obige Behauptung erläutert der Forscher noch durch Beschreibung eines interessanten Aquariumsversuches an Süßwassermuscheln und kommt auf Grund dessen in überzeugender Weise zu dem Resultat (p. 594): „daß eine Funktionsverwandtschaft besteht zwischen Verdauung und Kristallstiel.“

Der Hauptbeweis, „that the crystalline style cannot be regarded as a rudimentary structure, is that it is an active amylolytic ferment (p. 595).

Nach Mitras Beobachtungen wird ein vollkommen ausgebildeter Kristallstiel ungefähr in 12 Stunden abgeschieden. Seine Form ist die eines biegsamen aber soliden dünnen Zapfens, der unter dem Mikroskop längsgestreift erscheint. Diese Streifung verdankt der Stiel seiner Zusammensetzung aus co-axialen (rund

um eine gemeinsame Achse angelegten) Schichten einer gallertigen Substanz von größerer oder geringerer Dichte. Ein Querschnitt erscheint unter dem Mikroskop wie der einer Zwiebel. Der Stiel wird abgeschieden als eine zähklebrige, feine blasige Flüssigkeit, die in dem Receptaculum allmählich eine dicker und dickere Konsistenz annimmt (p. 596). Daß er in frischgebildeten Stielen von Anodonta gelegentlich eine axiale, aus Nahrungspartikeln bestehende Zone vorfand, bei solchen von Pholas dagegen niemals, hält Mitra für einen wichtigen Unterschied, indem er in den Verhältnissen bei Pholas einen höheren, mehr differenzierten Mechanismus zur Aufspeicherung des Ferments erblickt. Anodonta gehört nämlich zu den Spezies, bei welchen der Kristallstiel in einer Rinne des Darmkanals liegt, wo daher eine Vermengung mit Nahrungsmaterial leicht stattfinden kann, während Pholas ein gesondertes Coecum für den Stiel besitzt, das an der Pars pylorica des Magens beginnt, und wo daher eine Beimengung von Nahrungsbestandteilen nicht leicht möglich ist.

Ferner glaubt Mitra als erster beobachtet zu haben, daß bei Anodonta der erste Teil des Dünndarms in zwei Längsteile geteilt ist mit zwei bewimperten Längsrücken, die in das Lumen des Kanals hineinragen. Er unterscheidet einen linken und einen rechten Teil, die am Magen von einem Cuticularwulst (cuticular value) umgeben sind. Der linke Teil (p. 597) birgt den Kristallstiel, während in dem rechten das Nahrungsmaterial den Magen verläßt. Bei Pholas ist wie gesagt Darm und Coecum getrennt, aber beide gehen von derselben Stelle des Magens aus und das Coecum verläuft parallel mit dem Anfangsteil des Dünndarms und zwar an dessen linker Seite (also ganz Anodonta entsprechend), was zweifellos wieder dafür spricht, daß Pholas eine höher stehende Form darstellt als Anodonta.

Ich will hier einfügen, daß bei Arca diese Verhältnisse demnach genau so liegen wie bei Anodonta; der linke (äußere) Teil bildet die Kristallstielscheide, während der rechte (der Mediane zugewandte) als Darmrinne funktioniert (vgl. Fig. 16 u. 17). An der Grenze von Magendarm und Magen habe ich zwar keinen Cuticularwulst gesehen, wohl aber umranden den Magendarm dort epitheliale Wülste von großer Mächtigkeit.

Wenn wir somit Mitra zunächst einmal das Verdienst einräumen, die Längsteilung und die epithelialen Wülste im Magendarm entdeckt zu haben — vorausgesetzt, daß ihm nicht schon Barrois darin zuvorgekommen ist, den er indessen nicht gekannt

hat —, so müssen wir andererseits LIST unsere Anerkennung zuteil werden lassen, der diese Verhältnisse bei Mytilus zuerst genau gezeichnet und klar zur Darstellung gebracht hat.

Im Magen wird nach MITRA (p. 598) — und nach BARROIS (vgl. LIST, p. 261) — der Stiel, der nicht zelliger Natur, sondern eine „colloid substance" ist, langsam und allmählich aufgelöst und mit dem Chymus vermischt.

Die chemischen Eigenschaften des Kristallstieles hat MITRA auch des genaueren untersucht und ist dabei zu dem Resultat gekommen, daß „it is a proteid substance". Die Frage: „tho what class of proteids the style belongs" beantwortet er: „it belongs to the globulin class — the class to which fibrin-ferment belongs" und weist nach, daß weder ein „albumin", noch „peptone", noch „any albumoses" vorhanden sind in dem Stiel (p. 599). „The method of exclusion, therefore, shows that the proteid of the style must belong to the globulin class, and it shows the characteristics of that class. It is soluble in dilute saline solutions, and insoluble in concentrated solutions of Ma Cl, $Mg SO_4$ and $Am_2 SO_4$. Its solution in water, as has been stated above, is precipitated by heat.

Analysis shows that here is about 88% of water in the style, about 12% of a proteid (globulin), and about 1% of salts."

Das Wertvollste aber, was die Untersuchungen MITRAS nach meiner Ansicht geliefert haben, liegt auf physiologischem Gebiete. Durch Versuche fand er, daß, wenn man zwei Stiele von Süßwassermuscheln mit 30 Milligramm einer Stärkelösung zusammentut, die Stärke in einem Zeitraum von 3 Stunden in reduzierbaren Zucker verwandelt wird. Löst man indessen sieben Stiele in aqua destillata und tut 30 Milligramm einer Stärkelösung hinzu, so verläuft dieser Prozeß in nur 20 Minuten. „These very simple experiments show that there is an amylolytic ferment in the style." Ein Zwischenprodukt von der Natur des Dextrins wird gebildet, gerade so wie das, was bei der Verwandlung von Stärke in Zucker bei Speichelzusatz entsteht. Der Kristallstiel wirkt also auf Stärke wie Ptyalin, er verwandelt es langsam in Zucker. Eine Wirkung auf Eiweißkörper konnte nicht nachgewiesen werden (p. 600).

Was soll aber nun das „proteid" in dem Stiel, ist es wirklich „as a reserve of proteid nutriment" aufzufassen, wie die vierte Hypothese will? — Unsere Antwort muß da lauten „Nein"; denn

1. sagt MITRA, stände so etwas im Tierreich vereinzelt da;

2. sagt auch LIST (vgl. LIST 1902, p. 274), daß es nach BARROIS und LAMBLINGS Untersuchungen wohl sicher ist, daß der Kristallstiel eine dem Mucin und Chondrin sehr ähnliche Substanz ist, auf jeden Fall kein Reservenährstoff; und

3. zeigen, nach MITRA, verschiedene Beobachtungen, „that the proteid of the style and the ferment are identical“. Und zwar der schlagendste Beweis, daß sie identisch sind, wird geliefert durch die Tatsache, daß die Temperatur, bei welcher das „proteid“ in einer wässerigen Lösung des Stieles gerinnt und so seine unterscheidenden Merkmale verliert, dieselbe ist, wie die, bei welcher die Lösung vollständig ihre „ferment-activity“ verliert. Unter diesen Umständen, so meint MITRA, müssen das „proteid“ des Stieles und das „ferment“ als identisch betrachtet werden.

Damit fällt die dritte Hypothese in sich selbst zusammen, denn es ist wohl ausgeschlossen, daß ein Ferment, das in dem Organismus eine so wichtige Funktion verrichtet, ein „excretory matter“ sei. Und „the style cannot be regarded as a product of digestion, because there is neither acid-albumin, nor alkali-albumin, nor any albumose, nor any peptone in it“.

Hiermit halte ich die Frage nach dem Wesen und der Funktion des Kristallstieles für abgeschlossen und alle anderen Hypothesen, auch die von BARROIS — daß die gelösten Schleimmassen des Stieles dazu da seien, die Nahrungsmassen mit einer schlüpfrigen Hülle zu umgeben, wodurch eine Verletzung der Darmwände durch die Fremdkörper verhütet werde — für eo ipso widerlegt.

Wie LIST glauben konnte, der Kristallstiel sei wegen der zu starken, reichlichen Nahrungszufuhr da, er solle die Nahrung, die überflüssig geworden sei, wegschaffen (vgl. LIST 1902, p. 275), ist mir nicht recht klar. Warum soll denn bei diesen Tieren nicht auch, wie doch bei anderen, etwa vorhandene überflüssige Nahrung einfach auf dem natürlichen Wege wieder abgehen? Und dann halte ich auch die Muscheln, bei aller zugegebenen Stupidität, nicht für so stumpfsinnig, daß sie willenlos fortgesetzt sollten Nahrungsmaterial in sich aufnehmen müssen, wenn es sich ihnen bietet, was LIST anzunehmen scheint; wozu in aller Welt hätten sie sonst die komplizierte Nervatur und ihr sympathisches Nervensystem, das man nachgerade bei allen Lamellibranchiern voraussetzen darf (vgl. STEMPELL 1912, p. 222—234), wenn sie damit

nicht einmal sollten das Nahrungsgeschäft regulieren können, sei es durch Schließen der Mundöffnung, der Schale oder der Siphonen

Es bleibt uns aber nunmehr noch die Frage zu erörtern: woher stammt denn der Kristallstiel und welche Zellen sezernieren ihn?

In diesem Punkte, glaube ich, befindet sich MITRA auf dem Holzwege, wenn er annimmt (l. c. p. 601), weil in der Leber dasselbe „amylolytic ferment" vorkomme wie im Kristallstiel, so stamme er eben aus der Leber. Und hier ist es die Arbeit von LIST, die uns auf Grund einwandfreier Experimente die richtige Antwort gibt. LIST weist nämlich, gegenüber der Behauptung von MITRA, sozusagen im wahrsten Sinne des Wortes das Alibi des Kristallstieles nach und kommt zu dem Urteil (vgl. LIST 1902, p. 274): „Seine Entstehung spielt sich im Coecum allein ab und ist auf einen Sekretionsprozeß des Epithels zurückzuführen." Bei Fütterungsversuchen mit Tusche stellte er nämlich fest, daß in erster Linie das dem Kristallstielcoecum zugewandte Epithel der hohen epithelialen Wülste in reichlicher Menge Sekrete produziert und daß deren Granula an der Peripheri des Kristallstieles selbst hängen. Die Funktion des Borstenepithels beruht — wie schon BARROIS behauptet hat (vgl. LIST 1902, p. 261) — vornehmlich darin, den Kristallstiel in eine drehende Bewegung zu versetzen, wodurch einerseits der regelmäßige konzentrische Schichtenbau bedingt wird und andererseits ein stetiges Nachschieben in den Magen. LIST fütterte eine Mytilus galloprovincialis mit Tusche und machte dabei die Erfahrung (vgl. LIST 1902, p. 276), daß eine Aufnahme von Tusche durch das Darmepithel nicht stattfindet. Seine experimentellen Untersuchungen beweisen (l. c. p. 277), daß der Kristallstiel im Darm entsteht und daß hauptsächlich die Sekrete der seitlichen Epithelwülste an seinem Aufbau beteiligt sind. Der Wimperschlag der kräftigen borstenartigen Cilien, welche die Epithelzellen des Kristallstielcoecums tragen, versetzen ihn, wie gesagt, in eine ständige Rotations- und Vorwärtsbewegung nach dem Magen hin, in dem seine Substanz verbraucht und nicht gebildet wird. Unterbricht man die Tuschezufuhr, so wird nach und nach der Kristallstiel, der mit Tusche beladen ist, in dem Magen aufgelöst, während weiter nach hinten hin die neuere Kristallstielmasse frei von Tusche wird, bis schließlich im hintersten, jüngsten Kristallstielabschnitt die Tusche ganz fehlt.

Durch dieses Experiment Lists ist meiner Meinung nach wenigstens das zur Genüge erwiesen, daß der Kristallstiel tatsächlich in der Kristallstielscheide entsteht (nicht im Magen, auch nicht aus der Leber), und zwar in dessen hinteren oder unteren Regionen. — Eine andere Frage aber ist die: Welche Zellelemente sind es, die ihn dort sezernieren? — List, der, wie gesagt, in den Epithelwülsten des Magendarmes neutrale Epithelzellen, sezernierende Epithelzellen und Mucindrüsen unterscheidet (List, l. c. p. 271), schreibt eben jenen sezernierenden Epithelzellen die Ausscheidungstätigkeit zu. Über die Tätigkeit der Mucindrüsen aber und den Verbleib des von ihnen ausgeschiedenen Sekretes schweigt er sich aus. Was liegt aber näher, als anzunehmen, daß diese Drüsen es sind, aus deren Sekretstoffen sich der Kristallstiel zusammensetzt; zum mindesten muß doch auch ihr Sekret in dem Kristallstiel enthalten sein, selbst wenn man die Produktion der eigentlichen Kristallstielmasse anderen Zellelementen zuschreiben will; denn beide Zellarten liegen doch unmittelbar nebeneinander, und wenn das Sekret der einen in das Kristallstielcoecum gelangt, so muß auch das der anderen denselben Weg nehmen. Vielleicht aber hat List nur eine geringe Anzahl von Drüsenzellen gefunden und deswegen geglaubt, nicht in ihnen, sondern in anderen dazu fähig scheinenden Zellen die Produzenten des Stieles sehen zu sollen. Nun, die geringe Anzahl wäre nach meiner Meinung nicht schwer zu erklären, und ich habe darüber meine eigenen Erfahrungen gemacht:

Ich entdeckte nämlich eines Tages auf einem etwas schräg geratenen Sagittalschnitt durch den Magendarm von Arca (Barbatia) barbata (L.) in den epithelialen Randwülsten eine große Menge der in Frage stehenden Drüsenzellen (vgl. Fig. 19) und bemühte mich nun natürlich, da ich sie vorher nie in solcher Menge gesehen, sie auch bei meinen anderen Schnittserien derselben Art nachzuweisen. Indessen ohne Erfolg. Wohl fand ich sie vereinzelt (vgl. Fig. 18), aber nie wieder so haufenweise. Diese Tatsache stand fest, und ich mußte nun nach einer Begründung suchen, weshalb wohl in dem einen Falle so viele, in dem andern so wenig Drüsen anzutreffen waren.

Auch darüber ging mir allmählich ein Licht auf. Es wurde mir nämlich klar[1]), wie die Verhältnisse der Fig. 17 u. 18 (die

1) Nach einer Besprechung mit Herrn Grieser, der bei Chama pellucida Brod. ähnliche Verhältnisse angetroffen hatte (vgl. seine Arbeit in der „Fauna chilensis“).

nur eine partielle Vergrößerung von 17 ist) ganz deutlich zeigen, daß Drüsen nur in geringer Zahl angetroffen werden dann, wenn ein Kristallstiel schon gebildet worden ist, die Sekretmassen demnach aus den meisten Drüsen schon herausgepreßt worden sind. In der Tat sehen wir hier in der Kristallstielscheide einen, zwar durch die Konservierung in Alkohol und die sonstige chemische Behandlung des Tieres stark in Mitleidenschaft gezogenen, aber doch regelrechten Kristallstiel mit koaxialen Schichten liegen. Und noch mehr können wir sehen, eine Tatsache, die geeignet ist, die Theorie LISTS in einem Punkte zu stützen, nämlich: der Stiel liegt nicht ganz frei in der Scheide, sondern seine äußeren Schichten haben Ansatzpunkte aufzuweisen, Ansatzpunkte, die ganz deutlich an den epithelialen Randwülsten beginnen (vgl. Fig. 17 u. 18), auf der Grenze jederseits von Randwulstepithel und Borstenepithel. Das Borstenepithel dagegen hat nirgends Berührungspunkte mit dem Stiel gemeinsam. Dies bemerkenswerte Verhalten zeigt uns demnach mit großer Deutlichkeit, daß wir in der Tat die Ursprungsstätte des Kristallstieles nirgendwo anders, denn bei den Epithelwülsten des Magendarmes zu suchen haben, wie LIST ja auch annimmt.

Ein Vergleich mit der Serie, aus der die Fig. 19 stammt, zeigte mir dagegen, daß Drüsen im Gegenteil dann in großer Menge und in gefülltem Zustande vorhanden sind, wenn ein Kristallstiel nicht zu sehen oder nur noch in ganz schwachen Resten angedeutet ist; also dann, wenn schon geraume Zeit vergangen ist, seit der Stiel gebildet wurde und er daher schon zum größten Teile verbraucht worden ist. — Ich meine doch, das sollte zu denken geben, und deshalb stehe ich auch nicht an zu behaupten, daß besagte einzellige Drüsen es sind, die den Kristallstiel sezernieren. Denn wenn es Mucindrüsen wären, so müßte — das wiederhole ich noch einmal — auch Mucin in dem Stiel vorhanden sein. Nun ist zwar nach LIST (l. c. p. 274), wie gesagt, von BARROIS und LAMBLING behauptet worden, daß der Kristallstiel eine dem Mucin und Chondrin sehr ähnliche Substanz sei, wenn aber dem so wäre, dann müßte man wohl auch erwarten dürfen, daß das chemische Verhalten, die Eigenschaften des Kristallstieles, denen des Mucin ähnliche seien. Vergleicht man aber diese Verhältnisse, wie sie für den Kristallstiel von MITRA, für das Mucin von O. v. FÜRTH (vgl. O. v. FÜRTH 1903, p. 383 u. 384) dargelegt wurden, miteinander, so kommt man zu

dem Resultat, daß es sich bei dem Stiel keineswegs um Mucin handeln kann.

Ich darf hier wohl vergleichshalber anführen, daß man auch im Magensaft der Gastropoden kein Mucin gefunden hat, trotzdem CUVIER (vgl. CUVIER 1817, p. 19) und später GARTENAUER (vgl. GARTENAUER 1875, p. 32 u. 38) contra LEYDIG (vgl. LEYDIG 1850, p. 164) becherförmige Drüsenzellen im Magen (auch im Blindsack und Darm) der Landpulmonaten nachgewiesen haben, die nach F. E. SCHULZE (vgl. F. E. SCHULZE 1866, p. 184 ff.) wahrscheinlich schleimige Massen — und ich gehe wohl nicht fehl, wenn ich annehme, daß die schleimigen Massen den Magensaft bilden — produzieren. Im Gegenteil, die Ergebnisse der Magensaftuntersuchungen bei den Gastropoden sprechen für MITRA, denn O. v. FÜRTH schreibt (l. c. p. 189): „Nach YUNG wirkt sowohl der Magensaft als auch der Leberauszug der Weinbergschnecke kräftig saccharifizierend auf Stärke“ und weiter: „Schließlich stellten BIEDERMANN und MORITZ fest, daß der Magensaft von Schnecken, die längere Zeit gehungert hatten, fast immer zuckerfrei ist, jedoch ein energisch stärkespaltendes Ferment enthält und auch befähigt ist, Rohrzucker in einen reduzierenden Zucker umzuwandeln.“

Also: es handelt sich immer um die Verdauung und das ist doch auch das Natürliche; Mucin hat aber mit der Verdauung doch wohl nichts zu tun. Ich halte somit den Beweis für erbracht, daß der Kristallstiel von Drüsen sezerniert wird, die bei Arca in den epithelialen Randwülsten des Magendarmes lokalisiert sind. Wo sie bei den Lamellibranchiern mit gesondertem Kristallstielcoecum sitzen, muß noch untersucht werden; als logische Forderung kann man einstweilen hinstellen, daß sich in dem Coecum dann ebenfalls Epithelwülste befinden müssen oder doch besonders ausgeprägte Stellen, welche diese Drüsen in sich bergen.

Die Frage, ob ein Kristallstiel allen Lamellibranchiaten zukommt, möchte ich im Prinzip mit „ja“ beantworten, denn die positiven Funde mehren sich fortgesetzt, und MITRA meint (l. c. p. 601), „wenn man die hohe Wichtigkeit des Fermentes betrachtet, ist man berechtigt, vorauszusagen, daß er künftig bei allen Spezies der Lamellibranchier gefunden werden wird“. Am Schlusse seiner Arbeit fordert der genannte Autor eine erneute Untersuchung der Gastropoden in bezug auf das Vorkommen von Kristallstielen, eine Forderung, die mir um so berechtigter erscheint, als auch HESCHELER (vgl. HESCHELER 1900, p. 301)

bezüglich des Kristallstieles schreibt: „Entsprechende Bildungen kommen auch bei Prosobranchiern, blindsackartige Anhänge des Magens bei den Gastropoden überhaupt ziemlich verbreitet vor.“ Und in der Tat hat nach GARTENAUER (vgl. GARTENAUER 1875, p. 12) z. B. der Mitteldarm von Helix „eine Falte von auffallender Stärke, die mit der Darmwandung eine förmliche Rinne bildet“; auch PELSENEER (1891, p. 237) schreibt: „Le stylet cristallin existe dans les Fissurellidae, chez Trochus et quelquels autres“ Gastropodes „Anisopleures parmi lesquels Lithoglyphus“; was liegt da näher, als an eine Analogiebildung der Kristallstielrinne bei den Lamellibranchiern zu denken, zumal da offenbar bei Gastropoden auch eine flèche tricuspide vorkommt. Denn es kann sich wohl nur um eine solche handeln, wenn GARTENAUER (l. c. p. 14) eine Bildung aus der zweiten Magenabteilung von Paludina in folgender Weise beschreibt: „Eigentümlich ist hier eine Membrane, welche diese Ausbuchtung auskleidet und eine so große Konsistenz besitzt, daß sie sich ohne den Gebrauch jeglicher Vorsicht in ihrer ganzen Ausdehnung von der Magenwand abheben läßt.“ Und nur an das Vorhandensein eines Borstenepithels kann man denken bei folgendem Passus; „Paludina besitzt noch an der Übergangsstelle des Magens in den Mitteldarm strichweise ein Flimmerepithel mit ganz erstaunlich langen dicken Wimperhaaren“ (l. c. p. 26).

Für die Lamellibranchier deutet nach meiner Ansicht schon der bloße Besitz einer Darmrinne resp. eines Coecums, das mit Borstenepithel ausgestattet ist, mit Sicherheit darauf hin, daß die betreffende Spezies einen Kristallstiel besitzt. Wenn aber daraufhin angestellte Untersuchungen ergeben sollten, daß auch unter dieser Voraussetzung bei irgend einer Spezies tatsächlich zu keiner Jahreszeit — denn die Jahreszeit ist wegen der Periodizität in der Ausbildung des Stieles nicht gleichgültig — ein Kristallstiel zu finden ist, so kann diese Erscheinung nur durch Rückbildung erklärt werden. Also: Ist das typische Borstenepithel vorhanden, so muß auch ein Kristallstiel da sein oder da gewesen sein. Denn nun und nimmer kann ich glauben, daß — wie STEMPELL will (vgl. STEMPELL 1898, p. 387) — man dem ventralen Borstenepithel (bei Leda sulculata) nur die Aufgabe zusprechen könne, „durch die Starrheit seiner Borsten die Magenwand vor mechanischen Verletzungen zu bewahren“, weil gerade dort der größte Druck laste. Und noch weniger teile ich die Ansicht IGELS (vgl. IGEL 1908, p. 20), der dem ganzen ventralen

Blindsack bei Phaseolicama magel. R. „infolge seiner Lage und des starken Borstenepithels“ ebenfalls nur die Aufgabe zuschreibt „die Druck- und Zugkräfte, welche den Magen vom Fuß her gefährden, abzuschwächen und so dem Magen wesentlichen Schutz zu bieten.“ — Nein, ich glaube, gegen Druck- und Zugkräfte würde der tierische Organismus seinen Magen doch wohl anders zu schützen wissen, als durch Blindsäcke und Borstenepithel im Innern(!) derselben; oder hat man je so etwas im Tierreich gesehen?

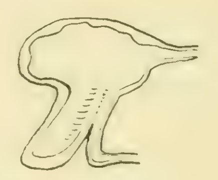
Nein, meine Ansicht geht ganz entschieden dahin, daß die Nuculiden entweder zu den Lamellibranchiern gehören, die einen Kristallstiel in einer Darmrinne ausbilden, oder sie haben diese Fähigkeit durch Rückbildung verloren, und dann wäre das Borstenepithel als ein rudimentäres Gebilde aufzufassen; denn Borstenepithel an dieser Stelle kann nur den Zweck gehabt haben, einen Kristallstiel gewissermaßen in den Magen hinein zu bürsten. Und Phaseolicama magel. R. andererseits ist zu den Formen zu rechnen, die einen Kristallstiel in einem gesonderten Coecum ausbilden; dafür spricht wenigstens, daß der ventrale Blindsack, nach Igel (l. c. p. 19), „mit weiter Öffnung gleich hinter dem Pylorus entspringt“ und zwar — wie es ja auch sein muß — „nicht ganz ventral, sondern etwas links lateral“, also ganz ähnlich wie z. B. bei Pholas.

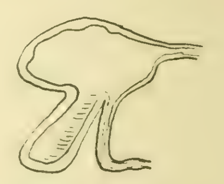
Wir haben bis jetzt unter den Lamellibranchiern zwei verschiedene Formen kennen gelernt, 1. solche, die den Kristallstiel in einer Darmrinne ausbilden (Arca, Mytilus, Anodonta — vgl. Textfig. 2) und 2. solche, die ein gesondertes Coecum für den Stiel besitzen (Donax, Pholas, Teredo — vgl. Textfig. 4). Nun gibt es aber erwiesenermaßen noch eine 3. Form, bei der Coecum und Darm beim Austritt aus dem Magen noch zusammenhängen (nach Art des Magendarms nur durch eine Falte getrennt), sich aber nach einer kurze Strecke gemeinsamen Verlaufes trennen in einen gesonderten Darm und ein davon scharf getrenntes Coecum (Modiolaria marmorata nach List 1902, p. 266) (vgl. Textfig. 3). Da nun die 1. Form der Hauptsache nach bei niedrigen Lamellibranchiern, die 2. mehr bei höherstehenden vorkommt, so glaube ich, darf man annehmen, daß sich die 2. Form aus der 1. entwickelt hat durch Vermittlung der 3., die demnach eine Übergangsstufe oder das vermittelnde Bindeglied zwischen 1 und 2 darstellen würde. Das Zustandekommen der 3. Form aus der 1. stellt man sich wohl am besten so vor, daß man sich die

epithelialen Randwülste in den unteren Partien des Magendarmes einander soweit genähert denkt, daß sie schließlich an der dem Darm zugewandten Seite verwachsen mußten, und so eine vollkommene Trennung ventralwärts entstand (vgl. Textfig. 3) in Darm einerseits und Coecum andererseits. Die Form 2 stellt dann das Stadium dar, auf dem der Verwachsungsprozeß bis zum Magen vorgeschritten ist (vgl. Textfig. 4).

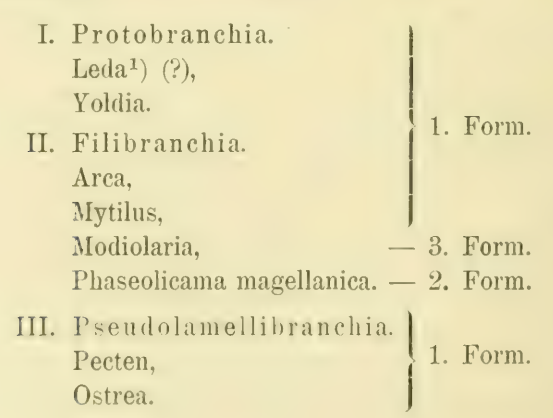
Wenn ich jetzt einmal unternehme, die Arten, deren Verhältnisse mir in dieser Beziehung einigermaßen bekannt sind, mit Kennzeichnung ihrer Zugehörigkeit zu den verschiedenen Formen in das System von Pelseneer einzutragen, so kann das natür-


Textfig. 2. Arca.


Textfig. 3. Modiolaria.

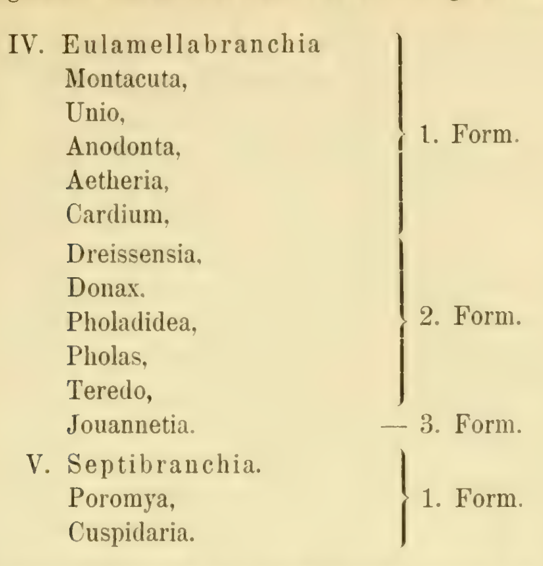

Textfig. 4. Pholas.

lich nur ein ganz oberflächlicher Versuch sein, der aber immerhin schon das zum Ausdruck bringt, was ich erreichen wollte, nämlich die Entwicklung der 1. Form über die 3. zur 2.



I.	Protobranchia.	1. Form.
	Leda[1]) (?),	
	Yoldia.	
II.	Filibranchia.	
	Arca,	
	Mytilus,	
	Modiolaria,	— 3. Form.
	Phaseolicama magellanica.	— 2. Form.
III.	Pseudolamellibranchia.	1. Form.
	Pecten,	
	Ostrea.	

1) Daß Leda und Nucula zur 2. Form gehören sollten, wie man nach Pelseneers (1891, p. 160 u. 171) Beschreibung annehmen muß, kann ich nicht glauben, zumal Leda nach den neueren Untersuchungen Stempells (1898, p. 386 ff) wahrscheinlich zur ersten Form zu rechnen ist.



IV. Eulamellabranchia Montacuta, Unio, Anodonta, Aetheria, Cardium,	1. Form.
Dreissensia, Donax, Pholadidea, Pholas, Teredo,	2. Form.
Jouannetia.	— 3. Form.
V. Septibranchia. Poromya, Cuspidaria.	1. Form.

Aus diesem Schema geht das vorher Gesagte mit Deutlichkeit hervor, und ich brauche darüber kein Wort mehr zu verlieren. Nur auf eins möchte ich noch besonders aufmerksam machen, daß nämlich die Septibranchia auffallenderweise zur 1. Form gehören, und daß die meisten Arten der 2. Form carnivor sind.

Vor mir liegen vier nach verschiedenen Gesichtspunkten aufgestellte Systeme der Lamellibranchier, das von Dall (vgl. Dall 1895), das von Neumayr (vgl. Neumayr 1891), das von Pelseneer (vgl. Pelseneer 1891) und das von Grobben (vgl. Grobben 1893), aber keines von diesen berücksichtigt irgendwie die von mir dargelegten Verhältnisse des Kristallstielcöcums zu Magen und Darm, keins konnte sie berücksichtigen, denn die Forschung hatte sich damals noch nicht so intensiv mit diesem Gegenstande befaßt und die Begründer der genannten Systeme selbst auch nicht. So etwas taucht überhaupt nicht plötzlich als neuer Gesichtspunkt auf, sondern langsam: zuerst findet einer eine neue Tatsache und beschreibt sie, dann vielleicht entdeckt ein anderer Ähnliches und vergleicht mit dem Vorigen, ein dritter kann schon mehrere Gruppen in den Vergleich hineinziehen, und so ist aus der Tatsache ein Gesichtspunkt geworden. Nun erweitert sich der Kreis der Betrachtungen schneller, bis schließlich nach vielen, vielen Einzeluntersuchungen einmal jemand das ganze System darnach ordnen kann. Davon aber sind wir noch weit entfernt, und bis das Ziel erreicht ist, müssen noch viele Spezial-

untersuchungen folgen. Und wenn PELSENEER in der Einleitung zu seiner großen Arbeit: „Contribution à l'étude des Lamellibranches“ (1891, p. 147 ff.) die Einzelforschung in Form von Monographien eines Genus, einer Species, eines Organs oder eines Spezialapparates schlecht macht und seinen Beweis mit den Worten krönt: „ce résultat montre l'impuissance de la méthode des monographies“, so hat er damit ganz entschieden nur zum Teil recht. Noch mehr aber ist er im Irrtum mit folgenden Ausführungen: „Il est incontestable, en effet, que l'étude monographique d'une espèce choisie sans motif déterminé, le plus souvent au hasard des circonstances, ne peut faire découvrir d'importantes choses nouvelles d'un caractère général.

Elle donne, comme résultat habituel, une énorme quantité de détails généralement sans grande portée, abondance de détails qui peut, comme le remarque M. Lacaze-Duthiers, „faire oublier en les masquant, les traits généraux les plus importants“.

Mais ce qu'elle ne peut donner, c'est la solution d'une grande question morphologique, d'un problème zoologique un peu élevé!“

Kann denn PELSENEER behaupten, daß meine bisherigen Darlegungen nicht einen neuen Gesichtspunkt „un problème zoologique un peu élevé“ enthielten, wenn auch nur einen bescheidenen? Warum hat er bei der Fülle seines Vergleichsmaterials diesen neuen Gesichtspunkt nicht angewandt? Antwort: er kannte ihn nicht. Ist aber vielleicht diese „importante chose nouvelle d'un caractère général“ in irgend einer anderen synthetischen Arbeit entdeckt worden? — Nein, sondern sie stützt sich im Gegenteil auf Einzelarbeiten, auf eben die „verhaßten“ Monographien und ist vor allem an die Namen BARROIS, MITRA und LIST geknüpft. — Hiermit nun will ich durchaus nicht die großen Verdienste PELSENEERS um die Erforschung der Lamellibranchier schmälern, auch ist es mir nicht um eine Herabsetzung der synthetischen Arbeiten zu tun, deren Notwendigkeit und Wichtigkeit ich vollkommen anerkenne, sondern ich bezwecke mit diesen Ausführungen nur das eine, daß sich allmählich die Erkenntnis Bahn brechen möge, daß man auch den Monographien eine gewisse „puissance“ nicht absprechen darf, denn nur auf genaue Einzelforschungen können sich doch die synthetischen Arbeiten stützen; und auch dieser neue Gesichtspunkt, mit dem künftig die Synthetiker der Molluskenanatomie werden rechnen müssen, ist nur durch Spezialforschung gefunden

worden. Also auch Ehre der zoologischen Kleinarbeit! Und hätten nur möglichst viele Spezialarbeiten über das Verhältnis des Kristallstielcöcums zu Magen und Darm etwas gebracht, ja, hätte nur PELSENEER im ersten Teile seiner Arbeit, den er „Anatomie descriptive“ nennt, diese Verhältnisse überall genauer als er es leider getan hat beschrieben, dann wäre schon bald eine gute zusammenfassende Arbeit möglich.

Bevor wir uns nun der weiteren Betrachtung des Darms zuwenden, müssen wir noch einen Blick werfen auf den letzten Teil des Magens, den hinteren Blindsack. Über sein eigentümliches Verhalten zum vorderen Blindsack haben wir schon vorn das Nötige gesagt, und ich verweise nur zum Vergleich noch einmal auf die Tabelle. In manchen Fällen wird er durch eine hintere laterale horizontal verlaufende Magenwandfurche in ein dorsales und ein ventrales Säckchen geteilt, was indessen nicht von Belang ist. Sein Epithel ist ein ziemlich gleichmäßig hochprismatisches Wimperepithel, zum Teil mit Faltungen versehen, wie im vorderen Blindsack; bisweilen ragt auch die flèche tricuspide noch in diesen Teil hinein.

Der Dünndarm weist histologisch ein ähnliches Epithel auf, wie der Ösophagus. Zwar eine kurze Strecke weit setzen sich die Epithelwülste des Magendarms noch in ihm fort, aber sie sind nur zu einem schwachen Wulst vereint; sonst haben wir von nun an im ganzen Darm ein gleichmäßiges nicht sehr hohes Wimperepithel (vgl. Fig. 16 *düd*). Im Verhältnis zum Ösophagus aber findet man hier ungleich mehr Drüsenzellen, wenigstens bei Arca barbata L. Fig. 22 stellt einen Schnitt durch das Dünndarmepithel dar, der senkrecht zu der Längsachse der Zellen geführt ist; der Darm ist hier an einer Biegungsstelle getroffen (in der Umbiegungsstelle bei den Pedalganglien) worden (und zwar nur das Epithel, der Hohlraum ist noch nicht mitangeschnitten), was deutlich aus den Querschnittsformen der Zellen hervorgeht. Die hellen Zellen in der Mitte sind gewöhnliche Epithelzellen, die oberhalb (distal) des Kernes quer getroffen wurden, zwischen ihnen liegen einige Drüsenzellen mit dunklem Inhalt. Nach außen hin folgen dann Epithelzellen, die gerade da getroffen sind, wo der Kern liegt, und die zwischen ihnen liegenden zahlreichen hellen Zellen, die zum Teil auch einen Kern aufweisen, deute ich als Drüsenzellen, die ihr Sekret eben abgegeben haben, es müßte sich sonst schon um eine neue Drüsenart handeln, die einen hellen Inhalt hätte.

Der Dickdarm ist histologisch vom Dünndarm nicht verschieden, er stellt nur eine stets anzutreffende Erweiterung (bisweilen ziemlich erhebliche) des Darms dar (vgl. Fig. 1 *did*) und reicht bis ungefähr an das hintere Magenende (in der Transversalebene), schräg von unten nach oben ansteigend. Nach THIELE (1902, p. 383) bildet das Epithel des Darms von Arca noae und Arca tetragona im größten Teil seines Verlaufs unregelmäßige Längsfalten, „nur im ventralwärts gerichteten Endteile sind an der Vorderseite (das ist die morphologische Ventralseite) zwei größere, auch von leistenförmigen Erhebungen des Bindegewebes getragene Falten, die bis zur Öffnung reichen.“ Nun bei meinen Arcaarten habe ich von Längsfalten wenig wahrgenommen im Darm, aber bei allen mit Ausnahme von Arca (Barbatia) Platei (also bei Arca lactea, Arca barbata L., Arca noae und Arca angulata KING) ist im Enddarm unmittelbar vor der Aftermündung eine deutliche Typhlosolis zu erkennen (vgl. Fig. 23 u. 24 *ty*), und zwar liegt sie an der Ventralseite (morphologische Dorsalseite) des Darms. Da der Enddarm sich stets mehr oder weniger weit nach vorn um den hinteren Adduktor herumbiegt (vgl. Fig. 1 *ed*), so liegt der After keineswegs terminal, sondern er mündet in die hinter den Kiemen gelegene Analkammer (vgl. Fig. 1 *an*). Und wenn MOQUIN-TANDON von den Süßwassermuscheln schreibt (vgl. MOQUIN-TANDON 1855, p. 49): „L'anus est presque toujours pédiculé, ou, pour mieux dire, l'extrémité du rectum te trouve libre et flottante dans le cloaque branchial“, so kann ich dasselbe für Arca nur bestätigen, da ist es genau ebenso (vgl. Fig. 1 u. 2, 23 u. 24). Der Enddarm liegt vor dem After ganz frei, denn er ist hier von Bindegewebe und Körperepithel ringförmig umgeben und hat weder dorsal, noch ventral, eine Verbindungsstelle mit dem Körper[1]), sondern nur nach hinten. Das Körperepithel, das diesen Processus analis umgibt, ist in der Regel mit einem dunkelbraunen Pigment bedeckt. Bei Arca Platei habe ich außerdem unmittelbar vor dem After noch eine „Ampulla recti“ beobachtet (vgl. Fig. 1). Bemerken will ich nur noch, daß die Ringmuskulatur des Enddarms vor dem After ziemlich stark entwickelt ist, so daß man allenfalls mit MOQUIN-TANDON (l. c. p. 49)

1) Abgesehen von zwei schmalen lateralen Hautfalten, die bei einigen Arten eine Verbindungsbrücke zwischen Körper und processus analis bilden und dann die abdominalen Sinnesorgane tragen; aber auch diese Verbindung läßt noch einen ganzen Teil des Enddarms frei.

cum grano salis sagen kann: „L'ouverture anale possède une espèce de sphincter."

Im Anschluß an den After seien hier gleich die abdominalen Sinnesorgane besprochen. Von THIELE (vgl. THIELE 1889, p. 47 ff.) zuerst beschrieben, unter anderen bei Arca noae und Arca barbata (L.), sind sie auch von PELSENEER (vgl. PELSENEER 1891, p. 269 ff.) wiedergefunden und als Sinnesorgane gewürdigt worden. Sie liegen bei Arca immer rechts und links vom After — zwischen diesem und den Kiemenenden — und sitzen als epitheliale Sinnesorgane, in Form von Höckern oder Leisten, ventral vom Adductor posterior. Doch weist ihre Form und Lage im einzelnen einige Verschiedenheiten auf.

Bei Arca Platei und Arca barbata (L.) beginnen sie vorn jederseits auf einer Hautfalte, die sich brückenartig jederseits vom Körper nach der median gelegenen Analpapille zu erstreckt und mit dieser vollkommen verwachsen ist (vgl. Fig. 23 *as*), weiter nach hinten zeigt sich diese Verwachsung unterbrochen (vgl. Fig. 24), beide Falten mit den Sinnesorganen werden median frei und divergieren nach hinten mehr und mehr, besonders bei Arca Platei. Sie liegen also bei diesen beiden Arten auf leistenförmigen Erhebungen der Körperhaut, die vorn mit der Analpapille verwachsen sind und hinten frei endigen, wobei sie gleichzeitig nach hinten divergieren.

Nicht im direkten Zusammenhang mit der Analpapille stehen die abdominalen Sinnesorgane bei den drei übrigen. Bei Arca lactea sind sie nur schwach entwickelt, liegen nicht mehr auf hohen Leisten, sondern sind nur wenig über dem Epithel erhöht und allenfalls als Streifen zu bezeichnen, die jederseits vor dem After liegen. Bei Arca noae sitzen sie einem geringen Epithelvorsprung auf. Sie streichen hier von hinten nach vorn und sind hinten breiter, vorn schmal und im Querschnitt knopfförmig (vgl. Fig. 25). Umgekehrt, vorn breit und hinten schmal sind sie bei Arca angulata KING. Sie liegen hier von vornherein jederseits weit getrennt von der Analpapille und divergieren deshalb kaum, bilden also annähernd parallele plattenartige Längsstreifen, die nur wenig vorspringen (vgl. Fig. 26).

So ist also Form und Lage der Abdominalorgane etwas verschieden. Übrigens unterscheidet PELSEENER auch bei dem „organe palléal" der „Siphonés", das ja dem Abdominalorgane THIELES entsprechen soll, verschiedene Formen, deren Charakterisierung ganz gut zu denen von mir bei den verschiedenen

Arca-Arten gegebenen passen und die er (l. c. p. 270) a) als „plaque d'épithélium modifié", b) als „lame" und c) als „saillie" bezeichnet.

Was nun die Histologie der abdominalen Sinnesorgane angeht, so bestehen sie, das sei zunächst einmal hervorgehoben, nur aus Sinneszellen. Ganz zu äußerst unterscheide ich stets eine deutlich Cuticula (*c*) (vgl. Fig. 14, 25, 26), der nach innen zu eine indifferente, schwach gefärbte Zone folgt, dann sieht man eine Stäbchenschicht (*st*) in sehr regelmäßiger Anordnung[1]) auftreten, auf die weiterhin eine sehr dunkel gefärbte breite Zone folgt, die aus vielen rundlichen Elementen — vermutlich Ganglienzellen[2]) — zusammengesetzt ist. Den Abschluß nach Innen hin bildet eine leuchtend weiße (bei Haematoxylinfärbung), gänzlich ungefärbte Zone, in die nur hin und wieder ein Kern verlagert scheint. Gegen das darunter liegende Gewebe, das wohl zumeist aus feinen Nervenfibrillen besteht, und das stets wenigstens ein Blutgefäß enthält, grenzt sich das ganze durch eine unbedeutende Basalmembran ab, die in der des benachbarten Körperepithels ihre Fortsetzung findet. Ob auf der Cuticula Cilien vorhanden sind, kann ich nicht mit Gewißheit behaupten; manchmal lag es wie ein feiner bläulicher Hauch winziger Härchen an der Oberfläche der Organe (vgl. Fig. 14 u. 24), während ein andermal nichts Derartiges zu sehen war.

Thiele will auf einem abdominalen Sinneshügel von Arca noae, den er in frischem Zustande in Seewasser untersuchte, einen sehr dichten Besatz langer unbeweglicher Haare gesehen haben (vgl. Thiele 1899, p. 52 und Fig. 13). Da er sie auch bei anderen Familien der Lamellibranchier gefunden hat, so hält er den Haarbesatz für allgemein charakteristisch auf dem abdominalen Sinnesorgan. Nach ihm werden die langen Sinneshaare getragen von den „Stäbchen" (p. 54), wie er die nach außen von den „Spindeln" liegenden und zu ihnen gehörigen Zelleiber bezeichnet. Das ganze Epithel dieser Sinnesorgane hält er für zweischichtig. Nur die oberen Zellen, deren Kerne die „Spindeln"

1) Von Thiele als „Spindeln" bezeichnet (vgl. Thiele 1899, p. 52 u. 53); auch sollen sie die perzipierenden Elemente ein.

2) Wie auch Thiele annimmt, der sie (p. 53) als multipolare Ganglienzellen auffaßt. Beide setzt er in Beziehung zu den „Spindeln" und „Körnern" der Eisigschen (vgl. Eisig, Die Seitenorgane und becherförmigen Organe der Capitelliden. Mitteil. a. d. zool. Station Neapel, Bd. I). Seitenorgane der Capitelliden.

sind, stehen mit der Oberfläche in Berührung. Auch STEMPELL schreibt in seinen handschriftlichen Notizen über Beobachtungen an lebendem Material (Neapel 1898), die er mir gütigst zur Verfügung stellte: „Bei Lima hians befinden sich auf dem abdominalen Sinnesorgane lange unbewegliche Haare, wie sie THIELE beschreibt, ebenso bei Arca noae“, demnach ist ihr Vorhandensein als erwiesen anzusehen.

Ich habe besonders betont, daß die abdominalen Sinnesorgane bei Arca nur aus Sinneszellen bestehen: 1. weil ich glaube, daß es an der Zeit ist, bei den Mollusken zwischen reinen Sinnesorganen und drüsig differenzierten genauer zu unterscheiden, 2. um zu zeigen, daß eine Homologisierung dieser Organe beispielsweise mit den von STEMPELL bei den Nuculiden (vgl. STEMPELL 1898, p. 408ff.) und bei Solemya (vgl. STEMPELL 1899, p. 155ff.) beschriebenen pallialen Organen von vornherein ausgeschlossen ist, weil dort eine Zusammensetzung von Sinneszellen und Drüsenzellen vorliegt, wobei sogar letztere die Oberhand zu haben scheinen. Auch das von STEMPELL (vgl. STEMPELL 1898, p. 389) als Analdrüse bezeichnete Gebilde bei Leda hat nichts mit den abdominalen Sinnesorganen von Arca zu tun, was THIELE (vgl. THIELE 1902, p. 383), als von STEMPELL behauptet, glaubte zurückweisen zu müssen. Indessen aus einer Fußnote bei STEMPELL (1898, p. 389) geht deutlich genug hervor, daß er selber sie gar nicht als homologe Gebilde aufgefaßt wissen wollte.

Etwas anderes ist es, wenn PELSENEER behauptet, das palliale Organ, das er bei vielen Siphoniaten entdeckt hat, speziell bei Tellina als „un appareil spécial situé sur le côté du retracteur des siphons branchial (vgl. PELSENEER 1891, p. 270), sei dem abdominalen Sinnesorgane THIELES homolog zu setzen; denn das scheint in der Tat auch nur aus epithelialen Sinneszellen zu bestehen.

THIELE behauptet, daß die Innervierung der Abdominalorgane (speziell bei Arca noae) durch einen freien Seitenzweig des mittelsten hinteren Mantelnerven erfolge (vgl. THIELE 1889, p. 48) und er, wie auch PELSENEER, verallgemeinert das für alle Fälle. Ich aber habe speziell bei Arca barbata (L.) festgestellt, daß jedes dieser Organe einen eigenen selbständigen Nerven besitzt, der bis zum Viszeralganglion hin zu verfolgen ist, von dessen hinterer medianer Seite er ausgeht; wir hätten es also hier mit einem besonderen Nervus abdominalis zu tun.

Nach THIELE (1889, p. 50) kommen die abdominalen Sinnesorgane im Wesentlichen nur bei Muscheln mit offenem Mantel vor[1]). Dies und der Umstand, daß sie bei Arca stets in der Nähe des Afters liegen, legt mir die Vermutung nahe, daß es wohl nicht ihre Aufgabe sein kann, das Atemwasser zu prüfen — wie man gewöhnlich annimmt —, sondern ihre Lage in der Aftergegend scheint mir auf einen anderen Zweck zu deuten. Eben weil sie vornehmlich bei Asiphoniern mit offenem Mantel vorkommen, so denke ich mir, zeigen diese Organe dem Tiere an, wann seine Exkremente usw. das Wasser verunreinigen, so daß es dann, vielleicht durch wiederholtes Öffnen und Schließen der Schalen für Erzeugung eines intensiveren Wasserstromes sorgen kann, der allen Schmutz fortspült. Die Siphonier bedürfen an dieser Stelle eines solchen Organes dann nicht, weil sie ja im Besitze eines eigenen Analsiphos sind.

Für die Prüfung des Atemwassers müßten doch eigentlich die nur selten fehlenden Osphradien, denen man ja auch diese Funktion zuschreibt, ausreichen. Demnach scheint mir die Deutung THIELES einstweilen die richtigste zu sein.

Über die Atmungsorgane, die Kiemen, will ich hinweggehen, es ist auch schon das meiste bekannt, und mich gleich zuwenden dem

2. Zirkulationssystem.

Das Perikard zerfällt bei Arca stets in zwei getrennte Perikardialhöhlen, eine rechte und eine linke, die entweder miteinander kommunizieren — in der Ventrikelgegend — oder sich auf eine kurze Strecke in der Mediane etwas nähern. Die beiden Herz-

1) Aus dem Haarbesatz schließt er, daß die Organe dazu da seien, Bewegungen des umgebenden Mediums (Wasserströmungen) wahrzunehmen (p. 56). „Bei der Gattung Arca — so schreibt er p. 57 u. 58 — ist der Mantel ganz offen und die Kiemen beider Seiten sind vollkommen voneinander getrennt; unter diesen Bedingungen werden die abdominalen Sinnesorgane ihrer Funktion am besten genügen, dagegen, wenn sich durch Verwachsung der Mantelränder und der Kiemen die Analgegend gegen das umgebende Medium abschließt, so ist es verständlich, daß hier eine Wasserbewegung nicht mehr wahrzunehmen ist, und daß die Sinnesorgane, die sie perzipierten, sich rückbilden. Daher ihr Fehlen bei den Siphoniaten.“ — Eine Perzeption von Wasserbewegungen gröberer Art bezeichnet F. E. SCHULZE (1870) auch als Aufgabe der Seitenorgane von Fischen, und EISIG nimmt für die der Capitelliden dieselbe Funktion an.

beutel liegen dorsal in der Umbonalgegend, jederseits der Hauptsache nach lateral von der eigentlichen Masse des Körpers. Vorn beginnen sie gleich nach dem Ende der Mundlappen mit dem Anfange der Kiemenachsen und in der Transversalregion etwa der Magenmitte oder des Magenendes. Hinten endigen sie stets über der Mitte der Nieren, etwa — bei Arca lactea genau — in einer Transversalebene mit den Viszeralganglien, ganz lateral und dorsal in die Ecke gepreßt.

Die Begrenzung der Perikardien ist vorn, in der Mitte und hinten eine verschiedene, besonders ventral und medianwärts. Dorsal grenzt das Herzbeutelepithel direkt an das des Körpers, nur eine dünne Bindegewebslamelle dazwischen lassend; und zwar bleibt diese Begrenzung konstant. Lateral-distal bilden das lakunenreiche Mantelgewebe und die Kiemenachse die ebenfalls konstante Grenze (vgl. Fig. 32). Nur bei Arca (Barbatia) Platei grenzt das Perikard lateral auch an den äußeren vorderen Nierenschenkel (vgl. Fig. 27 u. 28), der vorn ungefähr in einer Transversalregion mit dem Perikard beginnt. Dagegen läuft der Herzbeutel jederseits nach der Mediane hin am Anfange spitz zu und berührt den Körper nur in einem Punkte; weiter nach hinten aber zieht er sich ventral am Körper herab und ist wie von den dorsalen Geschlechts- und Leberteilen so später von dem hinteren Retraktor median durch eine Muskellamelle getrennt, die in die laterale Längsmuskulatur des Körpers übergeht. In seinem letzten Teil endlich bildet die Niere an dieser Seite die Begrenzung (vgl. Fig. 29). Ventral liegt anfangs das zwischen Kiemenachse und Körper ausgespannte Epithel mit dazwischen liegender Bindegewebsschicht, bald aber legt sich hier die Niere an und drängt das Perikard immer mehr dorsalwärts und nach außen hin, der Kiemenachse zu (vgl. Fig. 27—29).

Die ganzen Perikardien sind somit längsgestreckt und erreichen ungefähr in der Mitte ihre größte Weite (vgl. Textfig. 5). Vorn und hinten weit getrennt, streben sie in der Mitte — nach der Mediane hin — aufeinander zu, um bei Arca lactea und Arca (Barbatia) Platei zu kommunizieren. Bei Arca barbata (L.) kommunizieren sie nicht mehr, kommen sich aber sehr nahe in der Gegend der Aortenstämme, dorsal vom hinteren Retraktor; und bei Arca noae und Arca angulata (King) erreichen sie sich nicht entfernt.

Die Herzen selber weisen große Verschiedenheiten auf, darum will ich sie gesondert besprechen. Arca (Barbatia)

Platei scheint mir auch da die primitivste Form zu sein, denn hier kommunizieren nicht nur die Ventrikel in der Mediane, sondern auch die Atrien (vgl. Fig. 28—29 *Atm*). Der sehr muskulöse Ventrikel — man redet infolgedessen am besten nur von einem Ventrikel mit zwei lateralen Ausbuchtungen — wendet seine lateralen Breitseiten den muskelarmen Atrien zu, während er in der Mediane schmaler ist (vgl. Fig. 28 u. 29); es sind zwei kolbenartige Anschwellungen, die jederseits ins Perikard — das hier seine größte Ausdehnung zeigt — hineinragen, und jederseits mit dem zugehörigen Atrium (*At*) in Verbindung stehen. Der Zufluß des Blutes wird reguliert, resp. ein Zurückströmen des Blutes in die Vorhöfe wird verhindert durch einen Sphinkter am Ostium venosum des Ventrikels. Perikard (*Pc*) und Ventrikel (*V*) werden vom Darm (*ed*) vollständig durchbohrt. Von der Kommunikation entspringt aus jedem der beiden Herzkammerteile medianwärts ein Aortenstamm (*Aa*) mit halbmondförmiger Klappe (vgl. Fig. 27 *AKl*), die sich kurz vor dem Eintritt des Darmes in den Ventrikel vereinigen und als Aorta anterior dorsal vom Darm nach vorn verlaufen; kurz vor seinem Austritt aus dem Ventrikel legt sich ventral vom Rectum die Aorta posterior an, die des weiteren zwischen den hinteren Retraktoren nach hinten zieht.

Die Atrien (*At*), die bekanntlich als von der Seite her in die Perikardialhöhlen hinein erfolgte Einstülpungen der Perikardialwand aufzufassen sind, stehen vorn mit den lakunären Bluträumen des Mantels und mit dem abführenden Kiemengefäß in offener Kommunikation. So sind sie denn lateral begrenzt von der Kiemenachse, daneben aber auch, wie gesagt, von dem äußeren vorderen Nierenschenkel (vgl. Fig. 27—29), während sie median ins Innere der Perikardien hineinragen und mit dem Ostium venosum des Ventrikels in Verbindung stehen (vgl. Fig. 29). Weiter hinten dagegen dehnt sich der Vorhof auch ventral und median weiter aus (vgl. Fig. 28 u. 29 *Atm*), indem er ventral auf dem inneren Nierenschenkel anwächst; ja an einer Stelle kommen sich die beiderseitigen Vorhöfe soweit entgegen, daß sie unter dem vom Darm durchbohrten Ventrikel sogar eine feine Kommunikation aufweisen (vgl. Fig. 29). Die Verhältnisse liegen hierin also ähnlich wie bei Arca scapha, und eine Abbildung würde sich nur dadurch von der unterscheiden, die Ménegaux (1890, p. 74, Fig. 22) von eben genannter Form gegeben hat, daß der Darm hier den Ventrikel durchbohrt, während er bei Arca scapha

ventral vom Ventrikel verläuft. Hinten steht der Vorhof abermals mit dem Kiemengefäß in offener Kommunikation. Auf den Atrien ist auch die Perikardialdrüse deutlich entwickelt, aber nur an der äußeren Oberfläche, nicht auch auf inneren Muskeltrabekeln etwa in der Form, wie sie GROBBEN (vgl. GROBBEN 1888, p. 11 [365]) an Arca noae beschrieben hat.

Der Darm ist innerhalb des Ventrikels, wie ich noch besonders bemerken will, zwar nicht von einer außergewöhnlich starken Muscularis umgeben, aber eine außergewöhnlich umfangreiche Bindegewebsschicht hält ihn hier netzförmig umsponnen.

Weiter nach hinten bewirkt das Aufrücken der hinteren Retraktoren (*rpp*) bald wieder die Trennung von Perikardien und Ventrikelteilen; auch die Nierenschenkel, die bald zu einem einzigen Sack verschmelzen, schieben das Perikard immer mehr dorsal und lateral in eine Ecke hinein und verdrängen es schließlich ganz.

Wenn wir mit GROBBEN (1888, p. 6) und STEMPELL (1898, p. 394) annehmen, daß wir in dem vom Darm durchbohrten Herzen den ursprünglichsten Typus des Lamellibranchierherzens vor Augen haben — THEILER nennt ihn nur den häufigsten — so stellt also Arca (Barbatia) Platei sicherlich eine sehr primitive Art dar, zumal auch die Vorhöfe noch kommunizieren.

Einen nur wenig verschiedenen — ich will nicht sagen höheren — Entwicklungsmodus haben wir in dem Herzen von Arca lactea vor uns. Auch hier kommunizieren die Perikardien in der Mediane, und auch hier haben wir nur einen Ventrikel — mit zwei lateralen Ausbuchtungen —, der vom Enddarm vollkommen durchbohrt wird. Aber die Atrien kommunizieren nicht mehr, wenngleich sie in der Mitte ziemlich weit median ventral auf dem inneren Nierenschenkel angewachsen sind. Ob am Ostium venosum des Ventrikels ein Sphinkter vorhanden ist oder Atrioventrikularklappen vorliegen, konnte ich leider nach meinem Exemplar nicht entscheiden, nach THEILER (1907, p. 127) ist ein Sphinkter vorhanden; ebensowenig, ob der Vorhof eine Perikardialdrüse hat oder nicht, meine Befunde sprechen hier mehr für das Nichtvorhandensein einer solchen, doch sind sie nicht deutlich genug. Die Kommunikation der Perikardien ist sehr weit und geräumig, und sie wird ventral von den letzten Ausläufern der Ovarien begrenzt. Der hinter der Transversalregion des Magenendes gelegene Ventrikel ist nach den Seiten hin nicht sehr ausgedehnt, so daß die Stämme der Aorta anterior sehr kurz aus-

fallen und kaum noch als solche anzusprechen sind. Die vordere Aorta, in der ich Klappvorrichtungen nicht gefunden habe, verdankt ihren Ursprung demnach sozusagen dem Anfangsteil der Ventrikelanastomose, ist zu Anfang mit ihrem Lumen ins Perikard vorgewölbt und von Perikardepithel bekleidet, und sie verläuft dorsal und etwas rechts vom Darm nach vorn. Die Aorta posterior, die hier ebenso wie bei Arca (Barbatia) Platei eine von der vorderen gesonderte Ursprungsstätte hat, entsteht ventral vom Rectum, sobald es den Ventrikel verlassen hat, sich aber noch im Perikard befindet und verläuft in derselben Lage nach hinten.

Das Herz von Arca lactea wurde zum erstenmal ausführlich beschrieben von A. Theiler (vgl. Theiler 1907, p. 126—128); indessen unterscheiden sich seine Resultate in manchen Punkten von den meinen. So findet er, daß das Perikard doppelt ist und daß nur ein schmaler Verbindungsgang vor dem Ventrikel zwischen beiden besteht, dessen hinteren Teil das Verbindungsstück der Ventrikel einnimmt, das oben, unten und hinten mit dem Perikard verwachsen ist, vorn aber nicht bis an die vordere Perikardwand hinreicht, sondern den erwähnten Verbindungsgang der zwei seitlichen Perikardhöhlen frei läßt. Ob die zwei seitlichen Ventrikelblasen miteinander kommunizieren, scheint ihm fraglich, er hält es aber für wahrscheinlich. Den Ursprung der vorderen Aorta aus zwei Aortenstämmen, die sich in der Mitte vereinigen, hat auch er gefunden.

Theiler betont extra, daß er nur ältere Exemplare zur Untersuchung hat bekommen können und gibt die Möglichkeit zu, daß die beiden seitlichen Herzhöhlen in der Jugend kommunizieren.

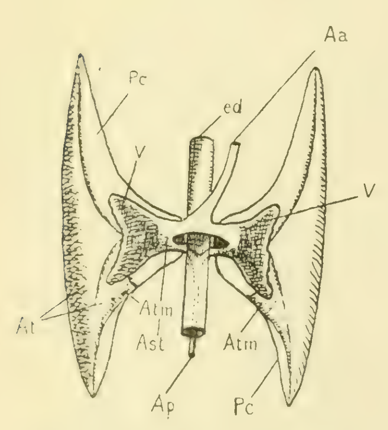
Demnach scheint mein Exemplar ein derartiges Jugendstadium von Arca lactea darzustellen, denn ich habe mit Sicherheit feststellen können, daß sowohl die Ventrikelhälften kommunizieren, — ja mit so weitem Verbindungsstück kommunizieren, daß ich nur von einem einzigen Ventrikel glaube reden zu dürfen, zumal er nirgends mit dem ebenfalls einheitlichen Perikard verwachsen ist. Theiler sagt zwar (l. c. p. 138 u. 139, man könne nur dann von einem doppelten Herzen sprechen, wenn jeder Ventrikel für sich funktioniere. Das Kriterium dafür sei das Vorhandensein einer besonderen Aorta an jedem Ventrikel, und es treffe dies zu bei Arca noae, barbata, tetragona und lactea (sicher bei ausgewachsenen Formen), die alle gesonderte Ven-

trikel mit eigenen Aorten hätten. Damit stellt er implicite die Behauptung auf, Arca lactea habe ein doppeltes Herz, weil jeder Ventrikelteil seinen besonderen Aortenstamm habe. In seinem Falle trifft es ja zu, aber verallgemeinern kann man diese Behauptung nicht, und es ist nicht schwer, sie zu widerlegen. Zunächst einmal hat das Jugendstadium von Arca lactea trotz seiner zwei Aortenstämme — die wie gesagt sehr kurz sind — nur einen Ventrikel, wie ich glaube erwiesen zu haben, und was aus meiner Querschnittsserie jederzeit ersehen werden kann. Zweitens müßte dann auch Arca (Barbatia) Platei ein doppeltes Herz haben, denn auch hier sind zwei Aortenstämme vorhanden. Aus meinen Untersuchungen geht aber hervor, daß davon nicht die Rede sein kann.

Theiler widerlegt sich auch schon selbst, denn er schreibt gleich darauf (l. c. p. 139): „Zwei Ventrikel können nur dann vorkommen, wenn auch zwei Perikardien vorhanden sind; das trifft wiederum zu bei Arca noae, barbata und tetragona". Hier muß er also schon selber Arca lactea ausnehmen, denn Theiler hat ja selbst den erwähnten schmalen Verbindungsgang gefunden, und auch nach meinen Untersuchungen steht es fest, daß diese Art in der Tat ein einheitliches Perikard hat; das läßt sich nicht wegleugnen. Es müßte denn sein, daß bei ganz alten ausgewachsenen Formen dieser Gang auch noch verloren ginge; dafür haben wir aber einstweilen noch keine Beweise.

Wie ist es nun zu erklären, daß Arca lactea im ausgewachsenen Zustande offenbar andere Verhältnisse in der Ausbildung des Herzens aufweist als im Jugendstadium? — Doch wohl nur so, wie es Theiler nur recht zaghaft herausbringt (p. 128), daß nämlich zunächst ein einheitlicher Ventrikel und auch ein einheitliches Perikard angelegt wird, der im Verlaufe der ontogenetischen Entwicklung — wohl durch das Wachstum und die Tätigkeit der hinteren Retraktoren bedrängt — zu einem doppelten wird. Daß das Perikard schließlich auch mit in diesen Trennungsprozeß hineingezogen wird, ist wohl ohne weiteres einleuchtend. Dafür, daß die causa efficiens der Trennung von hinten kommt, ist nichts beweisender als der Fund Theilers, daß der schmale Verbindungsgang der Perikardien in seinem hinteren Teile vom Verbindungsstück der Ventrikelblasen eingenommen wird, mit dem das Perikard hinten, oben und unten verwachsen ist, während er vorn als offener Verbindungsgang bestehen bleibt.

Es folgt nun auf Arca (Barbatia) Platei und Arca lactea ein Stadium, das man als Zwischenstufe zwischen den genannten beiden Arten einerseits und zwischen Arca noae und Arca angulata (King) andererseits betrachten kann, das ist die mit am besten bekannte Form Arca (Barbatia) barbata (L). Auch hier — wie schon hinsichtlich des Magendarms — ist der Unterschied zwischen Arca (Barbatia) Platei und Arca (Barbatia) barbata (L) wieder sehr auffallend. Diese Art stellt nämlich in der Tat ein Zwischenstadium dar, insofern, als die Perikardien und die Ventrikel nicht mehr kommunizieren, aber auch noch nicht soweit voneinander getrennt sind wie bei Arca noae und Arca angulata; sondern beide, sowohl Perikardien wie Ventrikel, erreichen noch in der Mediane den Enddarm — die Perikardien ganz, die Ventrikel annähernd —, legen sich aber nur seiner Wandung (des Enddarms) an, ohne daß mit dem Gegenüber eine Anastomose zustande kommt; Perikard und Ventrikel sind also doppelt. Wenn man so will, kann man allenfalls noch von einer unechten Kommunikation der Ventrikel reden, die dann durch Vermittlung der ziemlich umfangreichen Aortenstämme der Aorta anterior und proterior zustande käme, (vgl. Textfig. 5 *Ast*). Es gehen nämlich beide Aorten jederseits aus dem selben Aortenstamme (*Ast*) hervor. Da die Aorta anterior (*Aa*) über, die Aorta posterior (*Ap*) unter dem Darm liegt, so erscheint das Ganze noch mehr wie eine breitlochige Durchbohrung der Herzen (vgl. Textfig. 5). Diese Tatsache ist schon von Theiler (vgl. Theiler 1907, p. 122 u. 123), der diese Verhältnisse des Genaueren erörtert hat, erkannt worden; indessen hat Theiler die Abbildung Ménegauxs in seine Arbeit mit hinübergenommen und sie in dieser Beziehung unkorrigiert gelassen. Ménegaux (vgl. Ménegaux 1890, Fig. 21, p. 74) stellt die Sache nämlich so dar, als ob jede Aorta für sich mit einem besonderen Aortenstamme sich aus dem Ventrikel differenzierte, und das ist durchaus nicht der Fall. Auch zeichnet Ménegaux die Umgrenzung der Perikardien in der Mediane



Textfig. 5. Herz von Arca barbata (L.).

falsch, nämlich nicht nahe genug an den Enddarm, und auch das läßt THEILER ihm durchgehen. Wie gesagt kommen sich aber die Perikardien in der Mediane sehr nahe und lassen nur soviel Raum zwischen sich, daß der Darm ungestört in dorsoventraler Abplattung durch den Zwischenraum hindurch kann. Infolgedessen habe ich — unter Zugrundelegung der Fig. 21 von MÉNEGAUX — diese Verhältnisse für Arca barbata (L) noch einmal gezeichnet und die Verbesserungen darin angebracht (vgl. Textfig. 5). Das war auch noch aus einem anderen Grunde notwendig, denn trotzdem THEILER (l. c. p. 122) schreibt: „andererseits ist fast der ganze hintere Teil des Vorhofs auch median mit dem an der Niere gelegenen Teil des Perikards verlötet“, hat er das in der Figur MÉNEGAUXS, die eine derartige Darstellung vermissen läßt, nicht so deutlich korrigiert, daß es dem unbefangenen Beschauer sofort klar wäre. Ich selber habe zwar gefunden, daß besagte mediane Befestigung des Vorhofes nur eine kurze Strecke dauert und habe daher die Zeichnung nach meinen Befunden verbessert. — Noch muß ich auf ein weiteres Versehen THEILERS aufmerksam machen. Er schreibt nämlich (l. c. p. 122): „Die Rückströmung des Blutes aus dem Ventrikel in den Vorhof wird verhindert durch einen Sphinkter.“ Das ist nicht der Fall, sondern es existieren zwei deutliche Atrioventrikularklappen, die aus zwei dünnhäutigen Membranen bestehen, deren eine an der dorsalen, die andere an der ventralen Wand des Ventrikels an der Atrioventrikularöffnung befestigt ist und deren freie Ränder medianwärts in die Herzkammer hineinhängen. Es sind dies taschenartige Gebilde, die sich, wenn sie mit Blut gefüllt sind — bei der Kontraktion des Ventrikels —, aneinanderlegen und so ein Zurückströmen des Blutes in die Vorhöfe verhindern; während sie, wenn das Blut aus den Atrien in die Ventrikel strömt, sich eng an die Ventrikelwände anlegen und dadurch die Passage in der Atrioventrikularöffnung vollkommen frei machen. Es liegen demnach in dieser Beziehung hier ganz ähnliche Verhältnisse vor, wie sie STEMPELL (1899, p. 133) bei den Nuculiden beschrieben und in seiner Fig. 19, Taf. IX bildlich dargestellt hat.

Während die Vorhöfe einer Muskulatur fast vollkommen entbehren, sind die Ventrikel überaus reich mit Muskeltrabekeln ausgestattet, die sie nach allen Richtungen hin, namentlich kurz hinter den Atrioventrikularklappen, durchziehen; indessen der Teil des Ventrikels, der der Mediane zugewandt ist, einschließlich der Aortenstämme, hat nur wenig Muskulatur aufzuweisen.

Zum Schluß muß ich noch die Frage erörtern: „Ist eine Duplizität des Ventrikels vorhanden oder haben wir auch hier nur einen einzigen Ventrikel mit zwei lateralen Ausbuchtungen oder Ventrikelblasen vor uns?“ — Meine bisherigen Ausführungen könnten nämlich Widersprüche zu enthalten scheinen; aber auch die Tatsachen scheinen auf den ersten Blick paradox genug. Theiler (1907, p. 125) wirft Pelseneer (1891) vor, er habe die Duplizität des Herzens von Arca barbata (L.) nicht erkannt, denn er zeichne (Fig. 57) den Ventrikel — wenngleich mit zwei seitlichen Anschwellungen — nur als einen einzigen zusammenhängenden Hohlraum. Theiler selbst indessen will nie eine Verbindung zwischen den beiden seitlichen Herzlumina erkannt haben. Die Wahrheit liegt auch hier mal wieder in der Mitte. Es ist nämlich in der Tat etwas Richtiges dran, wenn Pelseneer (1891, p. 251) schreibt, bei Arca liege der Ventrikel dorsal vom Rectum; aber er hätte ebensogut sagen können, der Ventrikel läge ventral vom Rectum. Denn es ist wirklich eine deutliche Verbindung der beiden Herzkammerhälften dorsal vom Enddarm zu sehen und ebenso eine ventrale, wie ich an verschiedenen Querschnittsserien dieser Art festgestellt habe. Trotzdem kann im Ernst von einer echten Ventrikelkommunikation nicht die Rede sein, denn die würde ja nach den vorangegangenen Erörterungen (bei Arca lactea) eine Kommunikation der Perikardien zur Voraussetzung haben. Eine solche habe aber weder ich noch Theiler bei Arca barbata (L.) entdecken können. Pelseneer hat das Perikard leider gar nicht untersucht, deshalb bemerkt Theiler ganz richtig (l. c. p. 125): „Hätte er dasselbe untersucht, so müßte ihm seine Duplizität gewiß aufgefallen sein; dann wäre er wohl auch auf die Idee gekommen, daß ein doppeltes Perikard mit einem einfachen Herzen nicht gut denkbar ist.“ Deshalb habe ich auch nur von einer unechten Kommunikation geredet, denn in Wirklichkeit besteht die vermeintliche dorsale Kommunikation aus weiter nichts als den Wurzelkanälen, die, der eine vom rechten, der andere vom linken Aortenstamm der zugehörigen Ventrikel kommend, geradeswegs in medianer Richtung verlaufen und sich über dem Enddarm zur Bildung der Aorta anterior *(Aa)* vereinen, während die ventrale dementsprechend die Wurzeln der hinteren Aorta darstellt, die sich unter dem Enddarm zur Aorta posterior *(Ap)* vereinen. Daß Pelseneer nur die dorsale Kommunikation, also die Anfangsteile der vorderen Aorta, gesehen hat, ist mir sehr erklärlich, denn

1. sprach das sehr zugunsten seiner Theorie, daß die dorsale Lage des Herzens bei den Lamellibranchiern die ursprüngliche sei (vgl. 1891, p. 252) — so war vielleicht der Wunsch der Vater des Gedankens — und

2. sind die dorsal gelegenen Wurzeln der Aorta anterior auch bei weitem deutlicher und großlumiger, als die der ventral gelegenen hinteren Aorta, von denen auch THEILER zugibt (l. c. p. 123), daß sie schwer zu finden seien.

Vielleicht sind diese Verhältnisse bei älteren Exemplaren so differenziert, daß die Aortenwurzeln nicht direkt der Mediane zulaufen, sondern die einen vielleicht schräg nach vorn, die anderen schräg nach hinten ziehen: wenigstens kann ich mir nur so erklären, daß THEILER, der anscheinend auch hier nur mit älteren Exemplaren gearbeitet hat, gar nie eine Verbindung der beiden Herzlumina gefunden haben will.

Die Perikardialdrüse des Vorhofes ist bei meinen Exemplaren nur schwach entwickelt in der einfachen Form. MÉNEGAUX erwähnt diese Drüse bei Arca barbata (L.), ohne ihr indessen große Aufmerksamkeit zu schenken, aber vermutlich soll sich folgender Satz auf sie beziehen (1890, p. 75): „Des plis longitudinaux et transversaux font paraître la surface de l'oreillette bosselée". THEILER dagegen hat die Perikardialdrüse überhaupt nicht mit in seine Untersuchungen hineinbezogen.

Die beiden Arten, die zu besprechen mir nun noch übrig bleiben, Arca noae und Arca angulata KING, zeigen ganz die gleichen Situationsverhältnisse des Herzens. War bei Arca barbata (L.) schon die vollkommene Trennung der Perikardhälften wie der Ventrikel vorhanden, so haben wir nunmehr zwei Fälle vor uns, wo die reinliche Scheidung in zwei vollkommen selbständige Pericardien und Ventrikel in extremstem Maße durchgeführt ist. Für Arca noae sind diese Tatsachen schon lange bekannt, schon POLI (vgl. POLI 1795, T. II p. 132 und 133) hat sie entdeckt und dargestellt, und nach ihm war Arca noae für die Forschung das „klassische Untersuchungsobjekt", wie THEILER schreibt. Über die Literatur kann man das Nötige bei GROBBEN (1888, p. 5ff. und Taf. I, Fig. 1 u. 2) und THEILER (1907, p. 118ff. u. p. 125) nachlesen. GROBBEN (l. c.) hat eine ausführliche Beschreibung und gute Abbildung geliefert, und MÉNEGAUX (vgl. MÉNEGAUX 1890, p. 72ff. u. Fig. 20) hat uns auch über den Ursprung der Aorten und über die genaueren Zirkulationsverhältnisse durch Wort und Bild unterrichtet.

Nach THEILER (1907, p. 126) und auch nach meinen eigenen Befunden können wir die Beschreibung der Verhältnisse der zentralen Teile des Blutgefäßsystems von Arca barbata ohne weiteres auf Arca noae übertragen. Der Unterschied liegt nur in der hier noch viel mächtigeren Entwicklung der hinteren Retraktoren und der dadurch erzielten größeren Trennung der Herzen.

Aus der Beschreibung GROBBENS (1888, p. 9), die ich durchaus bestätigen kann, will ich noch hervorheben, daß dieser Forscher am Vorhof außer dem Hauptteil, der sich längs des ganzen Außenrandes der Perikardialwand befestigt, noch einen breiten Teil beschreibt (Taf. I, Fig. 1 *a*), „der sich längs des ganzen hinteren an das BOJANUSsche Organ anstoßenden Randes des Herzbeutels befestigt. Dieser breite Abschnitt ist mit seinem vorderen Rande an der Unterseite der Herzkammer angewachsen; die Verwachsungslinie verläuft in einem Bogen von dem Ostium venosum der Kammer beginnend und hört eine Strecke vor dem medialen Ende (Ostium arteriosum) der Herzkammer auf (Fig. 2).“ Nur zweimal unter den von ihm beobachteten Fällen fand er, daß der hintere Vorkammerabschnitt seine Verbindung mit der hinteren Perikardialwand an der lateralen Strecke aufgegeben hatte, so daß dort ein freier Rand gebildet war. Diese Abtrennung war stets nur einseitig und erwies sich als eine natürlich vorgebildete, nicht durch Läsion erfolgte (p. 10). Hierin und außerdem in den Runzeln und Buckeln der Vorkammerwand fand GROBBEN also individuelle Verschiedenheiten, so daß er Arca noae schließlich als eine auch sonst im allgemeinen sehr variable Form bezeichnet. Über dies Urteil kann ich nichts sagen, weil ich nur ein Exemplar untersucht habe. — Die Perikardialdrüse fand GROBBEN (p. 10—12) an dem Perikardialüberzug des Vorhofes, an der inneren Wand desselben und an den das Atrium durchsetzenden Muskelbalken; ich selbst dagegen konnte sie nur in schwacher Ausbildung an der äußeren Seite des Vorhofes entdecken, was man vielleicht als einen weiteren Beweis für die Variabilität dieser Art ansehen kann. — Es sei mir gestattet, an dieser Stelle einige Beobachtungen Herrrn Prof. STEMPELLS wiederzugeben, die von ihm an lebendem Material gemacht und mir von ihm zur Verfügung gestellt wurden (Neapel 1898). Er schreibt: „Die Wand des Vorhofes ist bei Arca noae schmutzigbraun, die des Ventrikels an frischen Exemplaren keineswegs „blaß“, wie GROBBEN sagt, sondern rötlich. Auf den Zellen des Vorhofsüberzuges habe ich ebenfalls je eine Geißel sehen können

(nur mit Ölimmersion!). Die Zellen sahen im übrigen ebenso aus, wie sie GROBBEN beschreibt."

Doch gehen wir weiter zu Arca angulata KING. Diese anatomisch noch gar nicht untersuchte Art streitet sich gewissermaßen mit Arca noae um den Vorzug, es in der Trennung der Perikardien und Ventrikel am weitesten gebracht zu haben. Die hinteren Retraktoren sind hier von einer geradezu erstaunlichen Mächtigkeit und haben das Herz weit nach vorn gedrängt. Wir finden, wie bei Arca noae (vgl. GROBBEN 1888, p. 9ff.), zwei symmetrisch gelagerte Perikardialräume, die in mediolateraler Richtung bedeutend ausgedehnter sind als in dorsoventraler (vgl. Fig. 32 *Pc*) und deren jeder einen Herzkammerteil (*V*) und den Vorhof der entsprechenden Körperseite (*At*) enthält. Jeder Vorhof (*At*) befestigt sich einerseits längs des ganzen dorsalen Außenrandes der Perikardialwand, sowohl nach vorn als nach hinten bis in die Spitzen des Perikardialraumes reichend und sich allmählich verschmälernd, andererseits an der Herzkammer, wo er am Ostium venosum der Kammer sich an die Wand dieser anschließt, und drittens verläuft von da aus, sich an der Ventralseite des Ventrikels langziehend zur medianen Herzbeutelwand hin, noch ein Abschnitt des Atriums, der dem „breiten Teil" des Vorhofes von Arca noae (vgl. GROBBEN 1888, Fig. 1 *a*) entspricht. Nur ist hier dieser mediane Teil des Atriums nicht mehr breit zu nennen (vgl. Fig. 32 *Atm*), sondern er ist recht schmal geworden und mit der medianen Wand des Perikards nur anfangs von der Mitte des venösen Sinus (*vs*) bis ungefähr zur Abzweigung der hinteren Aorta vom Ventrikel (vgl. Fig. 31 *Atm*) verwachsen; die Niere erreicht er gar nicht mehr. Mit dem Kiemengefäß und dem Lakunensystem des Mantels steht der Vorhof des öfteren auf der ganzen lateralen Strecke in offener Kommunikation. Auch sind zwischen Atrium und Ventrikel typische (vgl. Arca barbata) Atrioventrikularklappen (*Kl*) vorhanden. Indessen die Perikardialdrüse des Vorhofes habe ich auch hier nur auf der äußeren, dem Perikardialraum zugewandten Oberfläche gesehen in der einfachen Form drüsiger Zellen, die nur an der Basis zusammenhängen und im übrigen frei und ohne sich zu berühren in das Herzbeutellumen vorragen. An den zarten Muskelfäden im Innern des Vorhofes, wo GROBBEN (1888, p. 10—12) bei Arca noae solche gefunden hat, habe ich keinerlei drüsige Elemente wahrgenommen, es ist auch nur sehr wenig Muskulatur in den Atrien vorhanden, ganz im Gegensatz zu den Ventrikeln, die nach allen

Richtungen hin von Muskeltrabekeln durchzogen werden (vgl. Fig. 31 u. 32). Die Aortenstämme sind voneinander schon am Ventrikel durchaus getrennt. Es verläuft etwa von der Mitte jedes Ventrikels ein Truncus arteriosus zur Mediane und etwas nach vorn, die sich dorsal vom Rectum zur Aorta ant. vereinen. Ebenso zweigt sich weiter hinten von dem mediansten Zipfel jeder Herzkammer ein Aortenstamm ab (vgl. Fig. 31), der schräg nach hinten zur Mediane verläuft, um dort vereint mit seinem Partner ventral vom Enddarm die Aorta post. zu bilden. Die Anfangsteile der Trunci arteriosi werden, solange sie im Perikardialraume sind, vom Perikardialepithel *(pep)* bekleidet (vgl. Fig. 30 u. 31). In jedem Wurzelstamme der Aorta ant. findet sich an der Stelle, wo er den Zentralkörper dorsal vom Retractor posterior *(rpp)* und dem hinteren Ausläufer des Hodens *(H)* und der Leber *(lb)* erreicht, eine halbmondförmige Klappe (Fig. 30 *Akl*), die an der vorderen und ventralen Wand des Truncus festgewachsen ist und einem Rückströmen des Blutes nach dem Ventrikel hin ein wirksames Hindernis in den Weg setzt. In dem hinteren Truncus dient ein Sphinkter *(sph)* demselben Zweck (vgl. Fig. 31).

Das wären die Ergebnisse meiner Untersuchungen.

Ménegaux (1890, p. 73/74) beschreibt noch das Herz einer Arca scapha Chem., was ich der Vollständigkeit halber erwähnen will. Diese Art hat ein einfaches Perikard und einen einfachen Ventrikel mit nur einer vorderen und einer hinteren Aorta; auch ist — wie aus Ménegauxs Fig. 22 (p. 74) hervorgeht — hinten und ventral vom Enddarm eine Kommunikation der Vorhöfe vorhanden, was Ménegaux an einer Stelle auch wörtlich bestätigt: „Les deux poches péricardiques, encore distinctes dans l'A. barbata, communiquent en arrière du ventricule ainsi que les oreillettes dans l'A. scapha" (p. 205). Andererseits nimmt diese Art eine Sonderstellung in der Gattung Arca ein, insofern als der Enddarm nicht den Ventrikel durchbohrt, sondern ventral von ihm verläuft.

Ferner macht uns Theiler (1907, p. 129 u. 130) mit einer Arca tetragona Poli bekannt, die wieder gänzlich voneinander getrennte Perikardien und Ventrikel hat mit selbständigen Aortenwurzeln. Diese Form wird wohl in eine Reihe mit Arca noae und Arca angulata zu stellen sein oder womöglich noch hinter die beiden, denn sie muß eine sehr breite Gestalt haben, weil Theiler schreibt: „Der Querdurchmesser auf der Rückenseite

ist wohl die Hälfte bis zu drei Viertel der Längsachse." Warum Theiler sie (l. c. p. 139) vor Arca noae und sogar noch vor Arca barbata stellt, ist mir durchaus unerfindlich.

Wir sehen also, daß bezüglich der Lage des Herzens zum Enddarm bei der Gattung Arca eine große Vielseitigkeit herrscht, ähnlich wie sie bei den Nuculiden von Stempell gefunden wurde, und ich kann nur mit ihm sagen (vgl. Stempell 1898, p. 394): „Daß diese Variabilität gerade bei den niedersten Muscheln so stark hervortritt, kann weiter nicht Wunder nehmen, wenn man bedenkt, daß die allen Lebewesen angeborene Variationsfähigkeit sich doch natürlich bei den primitivsten und daher umbildungsfähigsten Formen einer Gruppe am deutlichsten ausprägen mußte." Wenn wir deshalb eine Entwicklungsreihe aufstellen wollen, so würde ich nicht, wie Ménegaux (1890, p. 265), von der Gattung Arca sagen: „on y trouve une fusion progressive des deux ventricules en un seul, enserrant plus ou moins le rectum", sondern ich würde es vorziehen, mit Theiler (1907, p. 139) umgekehrt eine Entwicklung vom einfachen zum doppelten Herzen anzunehmen. Und zwar würde ich folgende Anordnung wählen:

1. Arca (Barbatia) Platei — ein Perikard, ein Ventrikel; Atrien kommunizieren mit ihren median ventralen Teilen.

2. Arca lactea — a) Jugendformen in Bezug auf Perikard und Ventrikel zu 1.; b) erwachsenes Stadium zu 3.; Atrien kommunizieren nicht mehr, weisen aber noch eine starke Ausbildung der medianen Teile auf.

3. Arca (Barbatia) barbata (L.) — doppeltes Perikard, doppelte Ventrikel; Atrien median noch gut ausgebildet.

4. Arca noae — doppeltes Perikard, doppelte Ventrikel, beide weit getrennt; mediane Teile der Atrien schwach.

5. Arca angulata (King.) — wie 4.; Atrien median nur noch in schwacher Andeutung.

6. Arca tetragona Poli — wie 4.; über die medianen Verhältnisse der Atrien ist mir nichts bekannt.

Arca scapha Chem. nimmt wegen der suprarectalen Lage seines Herzens durchaus eine Sonderstellung ein in der Gattung Arca und ist in dieses Schema nicht einzuordnen.

Aus meinen Untersuchungen und auch aus denen Theilers geht somit zur Genüge hervor, daß Pelseneer durchaus im Irrtum ist, wenn er schreibt (1891, p. 251): „Nucula, Arca et Anomia ont le ventricule dorsal au rectum." Es könnte zwar scheinen, als ob er recht hätte, wenn man (l. c. p. 251 u. 252) liest: „Il ne

faut pas prendre comme type de Arca l'espèce A. noae, où la grande largeur du corps a écarté énormément les deux demi-ventricules, mais des formes telles que Arca barbata, A. scapha, A. auriculifera etc., où la douplicité est moins exagérée"; aber es stimmt doch nicht, denn PELSENEERS Beispiele sind bis auf eines nicht einwandfrei. Nur für Arca scapha hat seine Behauptung Gültigkeit. Arca barbata (L.) aber hat ein doppeltes und keineswegs dorsal vom Rectum gelegenes Herz, und für Arca auriculifera ist die dorsale Situation des Herzens durchaus unerwiesen, denn GARNER, den PELSENEER als Zeugen dafür anführt, schreibt nur (vgl. GARNER 1877, p. 374): „Some Arcae and Pectunculi have two hearts; A. auriculifera but one, of the shape of an inverted M." — Und wenn PELSENEER gar im Anschluß an MÉNEGAUX (1890) behauptet (l. c. p. 252 u. 253), die dorsale Lage des Herzens zum Rectum sei das Primäre, so steht er heute damit vollständig allein, denn LANG, der 1894 (p. 787) noch dieselbe Ansicht vertrat, ist inzwischen (1903) zu einer anderen übergegangen.

Der Streit um die Phylogenie der Herzform und -lage ist hauptsächlich geknüpft an die Namen MILNE EDWARDS (1858), GROBBEN (1888), MÉNEGAUX (1890), PELSENEER (1891), THIELE (1891 u. 1902), LANG (1894 u. 1903), STEMPELL (1898) und THEILER (1907). Heute stehen sich im wesentlichen nur noch zwei Theorien gegenüber: MILNE EDWARDS—THIELE, die vom Doppelherzen ausgehen, und GROBBEN — STEMPELL — LANG — THEILER, die in verschiedener Weise einen zirkumrectalen Blutsinus als das Primäre ansehen. Beide Parteien glauben von ihrem Standpunkte aus die Entstehung der anderen Formen und Situationen des Lamellibranchierherzens hinreichend erklären zu können.

Die Entscheidung in dieser Frage wird man wohl der Erforschung der Entwicklungsgeschichte überlassen müssen, die indessen noch sehr im Argen liegt. Zu diesem Resultate kommt auch THEILER (1907, p. 138), der auf dem Boden der Hämocöltheorie von LANG steht; er schreibt: „Das zirkumrectale Herz würde überall gebildet werden, wenn nicht ontogenetische Verhältnisse es bedingen würden, daß hier und da die seitlichen Cölomtaschen" — aus deren Verschmelzung LANG sich nach These 60 den Darmblutsinus entstanden denkt — „sich nur oberhalb oder unterhalb des Darmes oder gar nicht treffen können. Welche ontogenetischen Verhältnisse die einzelnen Fälle hervorrufen, sagt uns LANG nicht. Sie sind eben nicht immer die gleichen. Es

mag nun die nächste Aufgabe sein, bei den einzelnen „anormalen“ Lagen des Herzens durch ontogenetische Untersuchungen die Entwicklung des Herzens genau festzustellen.“

Nun, die bisherigen entwicklungsgeschichtlichen Forschungen haben schon allerhand zugunsten der Partei GROBBEN—STEMPELL usw. ergeben. Nach STEMPELL (1898, p. 393) hat ZIEGLER (1885, p. 554) an Cyclas cornea gezeigt, 1. daß ontogenetisch das Perikard mit dem Herzen an sich gar nichts zu tun hat, so daß also das entwicklungsgeschichtlich nachgewiesene Vorhandensein eines ursprünglich paarigen Perikards nicht auch die Annahme eines ursprünglich paarigen Herzens erfordert; 2. daß entwicklungsgeschichtlich das Herz von vornherein in der Umgebung des Darmes angelegt wird.

In ähnlicher Weise hat neuerdings DREW (1901, p. 350—352) für Nucula delphinodonta nachgewiesen, 1. daß das Perikard aus einem kleinen Teil des ursprünglich angelegten großen dorsalen Hohlraumes hervorgeht dessen größeren ventralen Teil Magen und Leber ausfüllen; 2. daß das Herz ontogenetisch in Erscheinung tritt, einige Zeit, bevor die Darmschlinge sich zu bilden beginnt, und daß seine Höhlung von ihrem ersten Auftreten an den Darm umgibt. Ich übersetze (p. 352): „Zunächst geht der Darm mitten durchs Herz. Die Seiten des Herzens scheinen später beim Wachsen der Nieren dorsal verdrängt zu werden, und der Darm wird der ventralen Wand des Herzens angelegt. Bei dem fortwährenden Wachstum der Nieren wird der ventrale Teil des Ventrikels in eine Mulde ausgezogen, in welcher der Darm liegt. Das Wachstum hält an, bis die Mulde beträchtlich tiefer ist als das Lumen des Darmes. Beim allmählichen Schließen an den vorderen und hinteren Enden dorsal vom Darm wird die Mulde verengt und der Darm wird schließlich frei vom Herzen uud liegt ventral von ihm.“ So haben wir also hier aus einem ursprünglich zirkumrectalen Herzen ein suprarectales werden sehen.

Leicht wird man sich in umgekehrter Weise die Entstehung eines infrarectalen Herzens denken können, wenn dorsal nicht Raum genug vorhanden ist; und auch die Bildung eines paarigen Herzens bilateral vom Enddarm durch die überhandnehmende Einwirkung der hinteren Retraktoren ist wohl unschwer vorstellbar.

Die Entwicklungsgeschichte spricht demnach bis jetzt zugunsten der Annahme eines ursprünglich zirkumrectalen

Herzens bei den Lamellibranchiern, und somit ist es meine Pflicht, mich auf die Seite der Partei GROBBEN—STEMPELL—LANG—THEILER zu stellen.

Untersuchungen über den histologischen Bau des Arca-Herzens habe ich nicht angestellt. Nach THEILER (1907, p. 139) stimmt er im allgemeinen mit den bis jetzt bei anderen Gattungen eruierten Verhältnissen überein. Des weiteren verweise ich auf die histologische Arbeit von M. P. LOZIŃSKI (1906).

Zusammenfassung.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen sind kurz folgende:

1. Das Verdauungssystem.

Die Mundhöhle liegt bei den Arcaceen hinter dem Adductor anterior. Der Ösophagus ist kurz und bei Arca angulata mit einer kleinen ventralen blindsackartigen Abschnürung versehen. Seine Mündung in den Magen erfolgt in der Regel von der vorderen Ventralseite, bei Arca Platei dagegen von der Dorsalseite her. Der Magen ist relativ klein und hält nicht mit dem Wachstum des Körpers Schritt; seine Gestalt ist wandelbar, insofern, als sie von den verschiedenen Kontraktionszuständen des Tieres abhängt (vgl. die Tabelle). Immer besteht er aus einem dorsalen Teil, dem eigentlichen Magen, und aus einem ventralen Teil, dem Magendarm. Am eigentlichen Magen unterscheide ich: 1. die Pars cardiaca, 2. den Fundusteil und 3. die Pars pylorica. Alle drei verhalten sich ihrer Größe nach bei den einzelnen Arten sehr verschieden. Am vorderen und hinteren Magenende befindet sich je ein kleiner Blindsack, die zueinander in bestimmter Korrelation stehen (vgl. Tabelle). Die Öffnungen der Hepatopankreas liegen innerhalb einer Mündungszone, in der Regel im Fundusteil, bei Arca Platei dagegen in der Pars cardiaca. Die Zahl der Öffnungen beträgt 10 und mehr; sie sind asymmetrisch angeordnet bei A. barbata und A. noae, symmetrisch bei A. Platei und A. angulata. Das Epithel des Magens ist verschiedenartig: am auffallendsten ist im ventralen Fundusteil von A. barbata eine Leiste hochprismatischen Wimperepithels, in welches Phagozyten eindringen können, wahrscheinlich zwecks Resorption von Nahrungsstoffen. Es kommen im ganzen Epithel des Darmtractus bei Arca einzellige Drüsen vor, die wohl der Verdauung dienen und vielleicht einigen Ersatz bieten für das Fehlen der Speicheldrüsen. Eine flèche tricuspide

ist immer im Magen vorhanden; sie geht aus sezernierten Tröpfchen hervor. Der Magen besitzt bei A. barbata und A. Platei einen kunstvollen Aufhängeapparat aus transversalen Muskelbändern.

Alle Arcaceen haben einen Magendarm — bestehend aus Darmrinne und Kristallstielscheide — der sich in säbelförmiger Krümmung in den Fuß hinunter erstreckt. Es existiert also kein gesondertes Kristallstielcoecum. Vom Magen aus führt eine Rinne in den Magendarm hinein. Darmrinne und Kristallstielscheide werden getrennt durch hohe Epithelwülste, in denen sich — namentlich in der unteren Partie — viele einzellige Drüsen befinden, welche den Kristallstiel ausscheiden. Beide Teile stehen in Verbindung durch eine Längsspalte. Ein auffallender Unterschied ist zu konstatieren zwischen A. (Barbatia) barbata und A. (Barbatia) Platei: Arca barbata hat 1. eine weit tiefere Darmrinne, 2. höhere Epithelwülste und 3. infolgedessen eine engere Längsspalte als A. Platei.

Die Kristallstielscheide ist mit hochprismatischem Borstenepithel ausgekleidet; die Borsten befördern den Stiel in den Magen hinein. In der Darmrinne gleitet der Chymus aus dem Magen in den Dünndarm.

Das Vorhandensein eines Kristallstieles ist allen Lamellibranchiern zuzusprechen; er kann aber vielleicht bei einigen durch Rückbildung verloren gegangen sein. Schon der bloße Besitz eines Coecums oder einer Scheide mit Borstenepithel läßt mit Sicherheit auf den Besitz eines Kristallstieles schließen, denn das Borstenepithel kann nur den Zweck haben, den Stiel in den Magen zu befördern.

Es lassen sich drei Arten von Lamellibranchiern unterscheiden:

1. Solche, die den Kristallstiel in einer Darmrinne ausscheiden.

2. Solche, die ein gesondertes Coecum für den Stiel besitzen, und eine

3. Form, bei der Coecum und Darm beim Austritt aus dem Magen noch zusammenhängen (nach Art eines Magendarmes), sich dann aber in Darm und ein davon gesondertes Coecum trennen.

Die erste Form ist als die ursprüngliche anzusehen; aus ihr ist die zweite wahrscheinlich durch Vermittlung der dritten hervorgegangen.

Aus dem Magendarm geht bei allen Arcaceen der Dünndarm hervor, der bei A. Platei, lactea, noae und angulata ver-

hältnismäßig einfach, bei A. barbata komplizierter verläuft und erst in den Dickdarm, dann in den Enddarm übergeht.

Die Lage des Enddarmes zum Herzen ist sehr variabel:

a) Bei A. Platei und lactea werden Perikard und Ventrikel vom Enddarm durchbohrt.

b) Bei A. barbata findet schon eine vollständige Trennung des Herzens in zwei Hälften statt, die allerdings noch bis an den Darm herantreten.

c) Bei A. noae und A. angulata ist das Doppelherz auf beiden Seiten weit vom Darm entfernt.

Der ganze Darmtractus der Arcaceen ist deshalb sicher nicht primitiver als der der Nuculiden, denn erstere haben stets einen Magendarm, während sich bei letzteren die Ausbildung eines solchen erst anzubahnen scheint.

Alle Arciden haben auf jeder Seite des Afters ein abdominales Sinnesorgan, dessen Zweck wahrscheinlich der ist, Bewegungen (Strömungen) und Verunreinigungen des umgebenden Mediums wahrzunehmen.

2. Zirkulationssystem.

Arca hat stets zwei getrennte Perikardialhöhlen, die entweder miteinander kommunizieren oder sich auf eine kurze Strecke in der Mediane etwas nähern. — Hinsichtlich der Ventrikel weisen die Arcaceen große Verschiedenheiten auf: entweder ist nur ein Ventrikel vorhanden mit zwei lateralen Ausbuchtungen, oder es sind zwei Ventrikel vorhanden.

Zwischen Ventrikel und Atrium ist entweder jederseits ein Sphinkter angebracht (A. Platei, A. lactea [?]), oder es finden sich Atrioventrikularklappen (A. barbata, noae und angulata).

Die Atrien bestehen immer aus einem größeren lateralen und einem kleineren medianen Teil; die medianen kommunizieren bei A. Platei und A. scapha.

Immer ist eine vordere und eine hintere Aorta vorhanden.

Es hat offenbar eine Entwicklung stattgefunden vom einfachen zum doppelten Herzen, deren Begründung man allgemein in der zunehmenden Vergrößerung der hinteren Retraktoren sieht.

Nach diesem Prinzip stelle ich folgende Reihe auf:

1. Arca Platei — ein Perikard, ein Ventrikel; Atrien kommunizieren mit ihren median ventralen Teilen.

2. A. lactea — a) Jugendformen in bezug auf Perikard und Ventrikel zu 1.; b) erwachsenes Stadium zu 3.; die Atrien

kommunizieren nicht mehr, weisen aber noch eine starke Ausbildung der medianen Teile auf.

3. A. barbata — doppeltes Perikard, doppelte Ventrikel; Atrien median noch gut ausgebildet.

4. A. noae — doppeltes Perikard, doppelte Ventrikel, beide weit getrennt; mediane Teile der Atrien schwach.

5. A. angulata — wie 4.; Atrien median nur noch in schwacher Andeutung.

6. A. tetragona Poli — wie 4.; über die medianen Verhältnisse der Atrien ist mir nichts bekannt.

A. scapha Chem. nimmt wegen der suprarectalen Lage seines Herzens durchaus eine Sonderstellung ein in der Gattung Arca und ist in dieses Schema nicht einzuordnen.

Zum Schluß mache ich noch darauf aufmerksam, daß es auffallend ist, daß die konchiliologisch so ähnlichen Arca (Barbatia) barbata und Arca (Barbatia) Platei anatomisch so große Verschiedenheiten aufweisen.

Literaturverzeichnis.

1791—1795. Poli, Testacea utriusque Siciliae eorumque historia et anatome. Vol. I u. II. Parma.

1817. Cuvier, Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. Paris.

1837—1846. Martini-Chemnitz (neue Ausgabe von Küster). Systematisches Conchylen-Kabinett, Bd. VIII.

1850. Leydig, Franz, Über Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. II. Leipzig.

1855. Moquin-Tandon, A., Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France. Paris.

1858. Milne Edwards, H., Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée de l'homme et des animaux, T. III. Paris.

1870. Schulze, F. E., Über die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. VI.

1875. Gartenauer, H. M., Über den Darmkanal einiger einheimischer Gastropoden. Dissert., Jena.

1877. Garner, Rob., Malacological Notes. The Annals and Magazine of Nat. Hist., serie 4, Vol. XIX. London.

1877. Jhering, H. v., Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig.

1878. Gegenbaur, C., Grundriß der vergleichenden Anatomie, 2. Aufl. (zitiert nach Mitra, 1901).

1878. Krukenberg, Über die Verdauungsvorgänge bei Cephalopoden, Gastropoden und Lamellibranchiaten. Untersuchungen i. Phys. Inst. Heidelberg, Bd. II.

1881. Hazay, Die Molluskenfauna von Budapest, III. Biol. Teil: Malakozoische Blätter von L. Pfeiffer, N. F., Bd. IV., p. 196—203 (zitiert nach Fürth, 1903).

1885. Ziegler, Über die Entwicklung von Cyclas cornea Lam. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. XLI.

1886. Thiele, Joh., Die Mundlappen der Lamellibranchiaten. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. XLIV. Leipzig.

1888. Egger, Jonannetia Cumingii Sow. Arb. a. d. Zool. u. Zoot. Inst. Würzburg, Bd. VIII.

1888. Grobben, C., Die Perikardialdrüse der Lamellibranchiaten. Arb. a. d. zool. Inst. Wien, Bd. VII.

1888. Haseloff, Über den Kristallstiel der Muscheln nach Untersuchungen verschiedener Arten der Kieler Bucht. Dissert., Kiel.

1889—1890. Barrois, F., Le stylet crystallin des Lamellibranches. Rev. Biol. Lille, T. I et II.

1889. Thiele, Joh., Die abdominalen Sinnesorgane der Lamellibranchier. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVIII.

1890. Ménegaux, Aug., Recherches sur la circulation des Lamellibranches marins. Thèses de la faculté des sciences. Besançon.

1890. Schulze, F. E., Bau und Bedeutung des sogenannten Kristallstieles der Lamellibranchiaten. Sitzungsber. der Ges. naturf. Freunde. Berlin.

1891. Neumayr, M., Beiträge zu einer morphologischen Einteilung der Bivalven. Denkschr. d. Kaiserl. Akad. Wien, Mathem.-Naturw. Kl., Bd. LVIII.

1891. Pelseneer, P., Contribution à l'étude des Lamellibranches. Archives de Biologie, T. XI. Paris.

1891. Thiele, Joh., Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXV.

1893. Grobben, C., Zur Kenntnis des Baues von Cuspidaria, nebst Betrachtungen über das System der Lamellibranchiaten. Arb. a. d. Zool. Inst. Wien, Bd. X.

1895. Dall, W. H., A new classification of the Pelecypoda (Contributions to the tertiary fauna of Florida) Transact. Wagner Free institute sc. Philadelphia, Vol. III.

1898. Stempell, W., Beiträge zur Kenntnis der Nuculiden. Zool. Jahrb., Suppl.-Bd. IV, Heft 2. Jena.

1899. a) Stempell, W., Zur Anatomie von Solemya togata Poli. Zool. Jahrb., Anat., Bd. XIII, Heft 1. Jena.
b) Stempell, W., Muscheln der Sammlung Plate. Ibid., Bd. XIII.

1900. Coupin, H., Sur les fonctions de la tige cristalline des Acéphales. Compt. rend., Vol. CXXX.

1900. Hescheler, K., Mollusca. Lang, A., Lehrb. d. vergleichenden Anat. d. wirbellosen Tiere, 2. Aufl. Jena.

1901. Drew, Gilman A., The life-history of Nucula delphinodonta. Quart. Journ. Microsc. Sc., Vol. XLIV. London.

1901. Mitra, S. B., The crystalline style of Lamellibranchia. Quart. Journ. Microsc. sc., Vol. XLIV. London.

1902. List, Th., Die Mytiliden. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Monographie XXVII. Berlin.

1902. Thiele, Joh., Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXII. Leipzig.

1903. Fürth, O. v., Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena.

1903. Lang, Arnold, Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jena.

1903. Stenta, M., Zur Kenntnis der Strömungen im Mantelraum der Lamellibranchier. Arb. a. d. Zool. Inst. Wien, Bd. XIV.

1906. Loziński, M. Paul, Über den histologischen Bau des Lamellibranchierherzens. Bull. intern. de l'Acad. des Sc. de Cracovi.

1907. Lamy, Ed., Révision des Arca vivants du Muséum d'histoire naturelle de Paris. Journ. de Conchyliologie. Paris.

1907. Theiler, A., Zur Anatomie und Histologie des Herzens von Arca. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLII.
1908. Igel, J., Über die Anatomie von Phaseolicama magellanica Rousseau. Zool. Jahrb., Bd. XXVI. Jena.
1911. Stempell, W., Leitfaden für das mikroskop.-zoolog. Praktikum. Jena.
1912. Stempell W., Über das sogenannte sympathische Nervensystem der Muscheln. Festschr. d. Mediz.-Naturw. Gesellsch. Münster (zur 84. Vers. Deutsch. Naturf. u. Ärzte).

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen:

a vorn.
Aa Aorta anterior.
ada Adductor anterior.
adp „ posterior.
ag Ausführungsgang d. Gonade.
ak äußere Kieme.
Akl Aortenklappe.
an Anus.
Ap Aorta posterior.
as abdominales Sinnesorgan.
Ast Aortenstamm.
At Atrium.
Atm medianer Teil des Atriums.
b Blutgefäß.
bak blindsackartige Abschnürung des Ösophagus.
bysh Byssushöhle.
c Cuticula.
cbg Cerebralganglion.
cvc Cerebro-viszeralkonnektiv.
d Darmrinne.
did Dickdarm.
dors dorsal.
dr Drüse.
drz Drüsenzelle.
düd Dünndarm.
ed Enddarm.
Epw Epithelwulst.
flt flèche tricuspide.
H Hoden.
ik innere Kieme.
k Kieme.
kl Atrioventrikularklappen.
krst Kristallstiel.
l links.
lb Leber.
lbs Leberschlauch.
lm Lebermündung.
Mh Mantelhöhle.
mg Magen.
mgd Magendarm.
nsa äußerer Nierenschenkel.
nsi innerer „
oes Ösophagus.
olip Oberlippe.
ov Ovarium.
p hinten.
Pc Perikard.
pep Perikardialepithel.
po Periostracum.
pug Porus urogenitalis.
r rechts.
Ri Rinne.
rpa Retractor pedis anterior.
rpp „ „ posterior.
spf Spinnfinger des Fußes.
sph Sphinkter.
st Stäbchenschicht.
ty Typhlosolis.
ulip Unterlippe.
V Ventrikel.
vs Venensinus.
Wt Wimpertrichter.

Erklärung der Tafelfiguren.

Tafel VII—X.

Fig. 1. Arca (Barbatia) Platei STEMPELL. Weichkörper im Umriß mit Einzeichnung des Verdauungstraktus (der vorn angeschnitten gedacht ist), der Adduktoren und des Fußes mit der Byssushöhle. Ansicht von rechts (unter Weglassung der Kiemen). Vergr. 10 : 1.

Fig. 2. Arca Platei im Frontalschnitt. Vergr. 16 : 1.

Fig. 3. Arca (Barbatia) barbata (L.). Transversalschnitt durch ein Stück des äußeren Mundlappens. Vergr. ca. 240 : 1.

Fig. 4. Arca barbata. Transversalschnitt durch ein Stück des inneren Mundlappens. Vergr. ca. 280 : 1.

Fig. 5. Arca barbata. Sagittalschnitt durch ein Stück des äußeren Mundlappens. Vergr. ca. 346 : 1.

Fig. 6. Arca barbarta. Transversalschnitt aus dem geriefleten Teile des inneren Mundlappens. Vergr. ca. 240 : 1.

Fig. 7. Arca lactea. Transversalschnitt wie bei 6. Vergr. ca. 240 : 1.

Fig. 8. Arca barbata. Transversalschnitt durch die dorsale Mundlappenachse. Vergr. ca. 240 : 1.

Fig. 9. Arca angulata KING. Transversalschnitt durch den Anfangsteil des Ösophagus. Vergr. ca. 51 : 1.

Fig. 10. Arca barbata. Transversalschnitt durch den Anfangsteil des Magens mit einmündendem Ösophagus (Pars cardiaca). Vergr. ca. 62 : 1.

Fig. 11. Arca barbata. Transversalschnitt durch die Lebermündungszone des Magens. Vergr. ca. 62 : 1.

Fig. 12. Arca barbata. Transversalschnitt durch das ventrale Magenepithel (Fundusteil). Vergr. ca. 240 : 1.

Fig. 13. Arca barbata. Transversalschnitt durch den Magen bei Beginn der flèche tricuspide. Darunter ventrales Quermuskelband. Vergr. ca. 62 : 1.

Fig. 14. Arca barbata. Transversalschnitt durch das linke abdominale Sinnesorgan. Vergr. ca. 240 : 1.

Fig. 15. Arca barbata. Transversalschnitt durch Magen (mit flèche tricuspide) und Magendarm. Vergr. ca. 62 : 1.

Fig. 16. Arca Platei. Frontalschnitt durch den Magendarm (*mgd*) mit Kristallstiel (*Krst*), Darmrinne (*d*) und Dünndarm (*düd*). Vergr. ca. 51 : 1.

Fig. 17. Arca barbata. Magendarm schräg sagittal geschnitten mit nur wenigen, nicht gefüllten Drüsenzellen. Vergr. ca. 103 : 1.

Fig. 18. Ausschnitt aus Fig. 17, nur mit Darmrinne (*d*) und Epithelwülsten (*Ep W*). Vergr. ca. 240 : 1.

Fig. 19. Derselbe Ausschnitt wie Fig. 18 von einem anderen Exemplar mit zahlreichen gefüllten Drüsenzellen. Vergr. ca. 280 : 1.

Fig. 20. Transversalschnitt durch ein Stück des Magenepithels (Fundusteil) rechts lateral von Arca barbata mit zwei verschiedenen Zellelementen. Zeiss: Kompensationsokular 18 und Apochromat-Öl-immersion 2 mm Appertur 1,30 = Vergr. ca. 2000 : 1, auf die Hälfte verkleinert, also ca. 1000 : 1.

Fig. 21. Arca barbata. Transversalschnitt durch ein Stück des ventralen Magenepithels (Fundusteil) mit Phagozyten. Vergr. ca. 240 : 1.

Fig. 22. Arca barbata. Transversaler Grenzschnitt durch den Dünndarm, senkrecht zur Längsachse der Zellen. Vergr. ca. 240 : 1.

Fig. 23. Arca barbata. Transversalschnitt: Abdominalorgane auf Hautfalte im Zusammenhang mit Enddarm. Vergr. ca. 51 : 1.

Fig. 24. Dasselbe weiter hinten ohne genannten Zusammenhang. Vergr. ca. 51 : 1.

Fig. 25. Acra noae. Transversalschnitt durch ein Abdominalorgan. Vergr. ca. 240 : 1.

Fig. 26. Acra angulata wie Fig. 25. Vergr. ca. 62 : 1.

Fig. 27—29. Arca Platei. Etwas schematisierte Querschnittsbilder, Niere grün, Herz rot. Durch den vorderen Teil des Perikards (*Pc*), mit Atrium (*At*) und Ventrikel (*V*). Vergr. ca. 40 : 1.

Fig. 28. — Durch die Gegend der vorderen Ventrikelkommunikation. Vergr. ca. 40 : 1.

Fig. 29. — Durch die Gegend der hinteren Ventrikelkommunikation, die vom Enddarm (*ed*) durchbohrt wird. Auch die Atrien kommunizieren jetzt ventral vom Enddarm (*Atm*). Vergr. ca. 40 : 1.

Fig. 30. Arca angulata. Transversalschnitt durch die vordere Aorta mit Aortenklappe. Vergr. ca. 51 : 1.

Fig. 31—32. Arca angulata. Etwas schematisierter Transversalschnitt: Ventrikel mit Aorta posterior. Vergr. ca. 51 : 1.

Fig. 32. Transversalschitt durch Ventrikel und Atrium mit Atrioventrikularklappen (*kl*). Vergr. ca. 51 : 1.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.











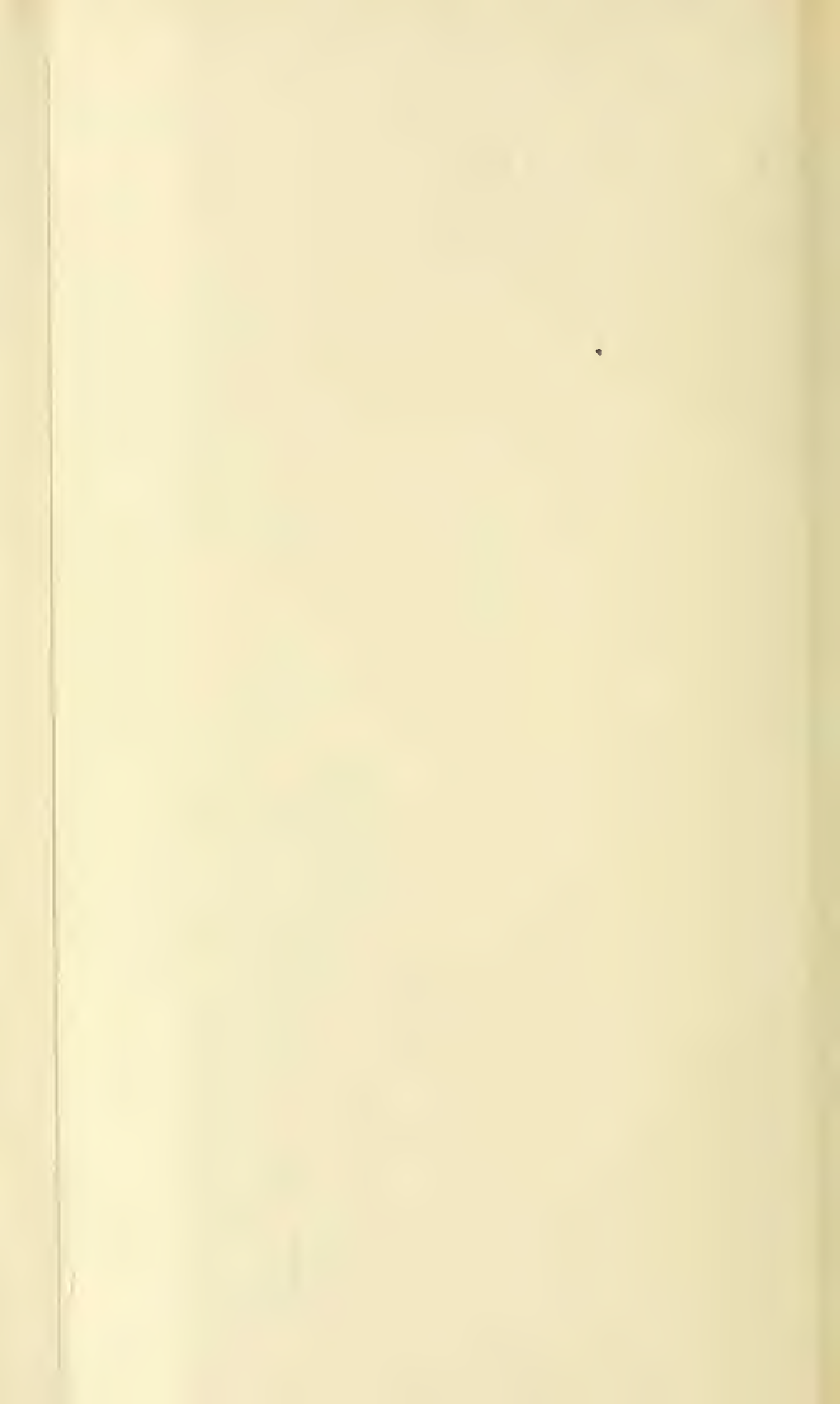


























adp

cd

an mgd bysh

Fig. 1.

l

ak

an

ak

ak

Fig. 2

r



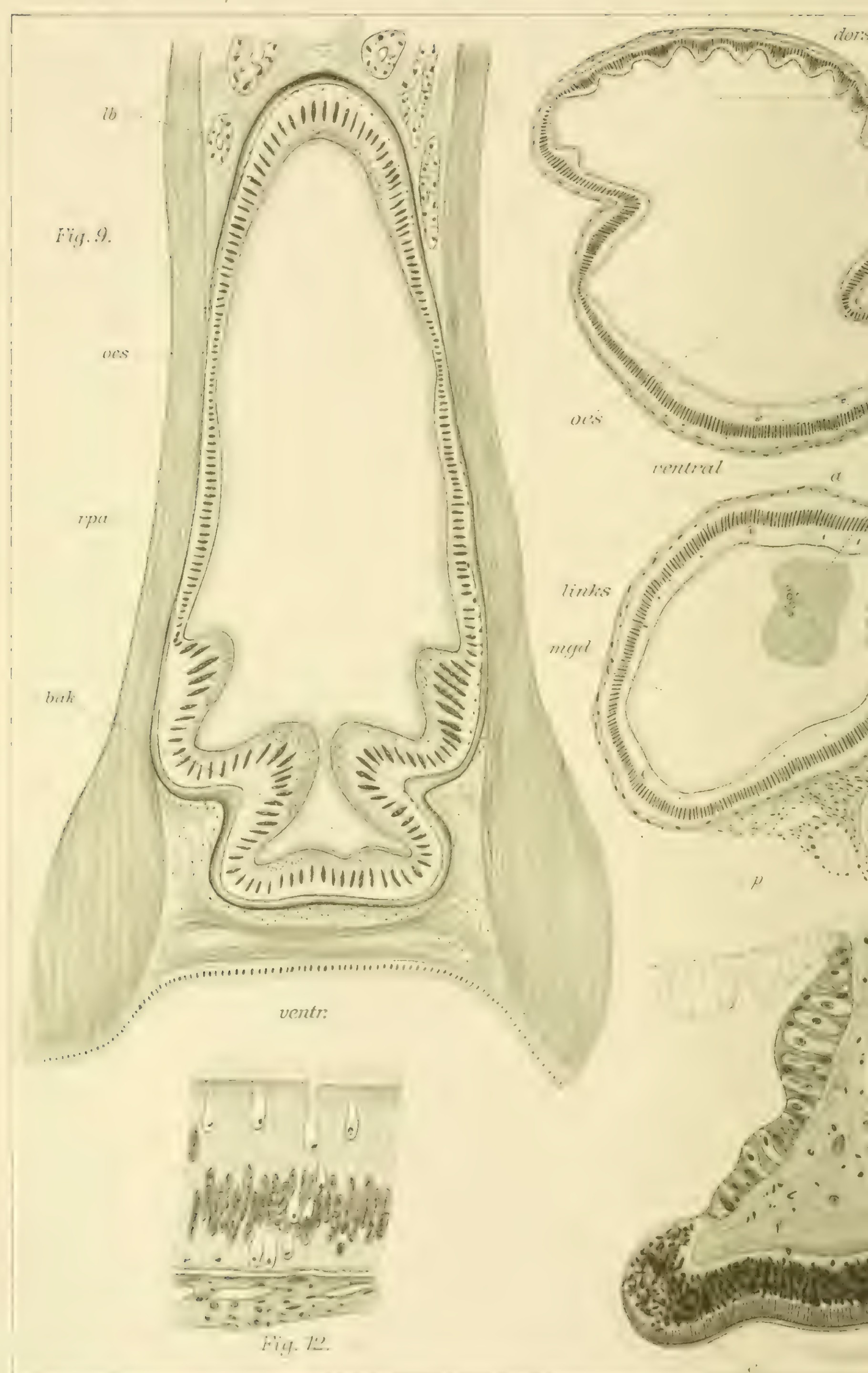




Mathias gez.






lb
Fig. 9.
oes
rpa
bak
ventr.
Fig. 12.
dors
oes
ventral
a
links
mgd
p

mg

Fig. 10.

recht

lbs

d

lbs

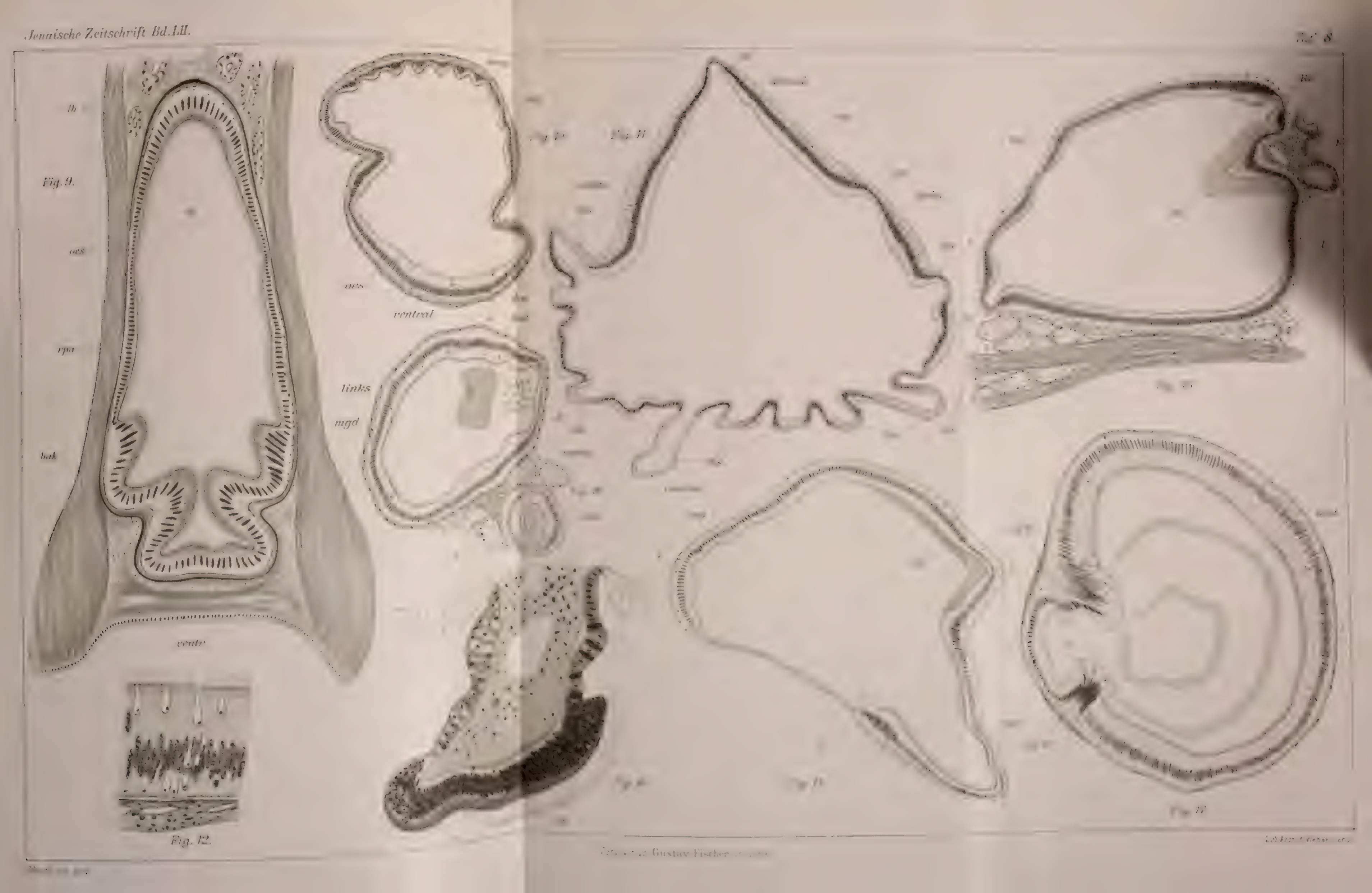
rechts

Fig. 1(

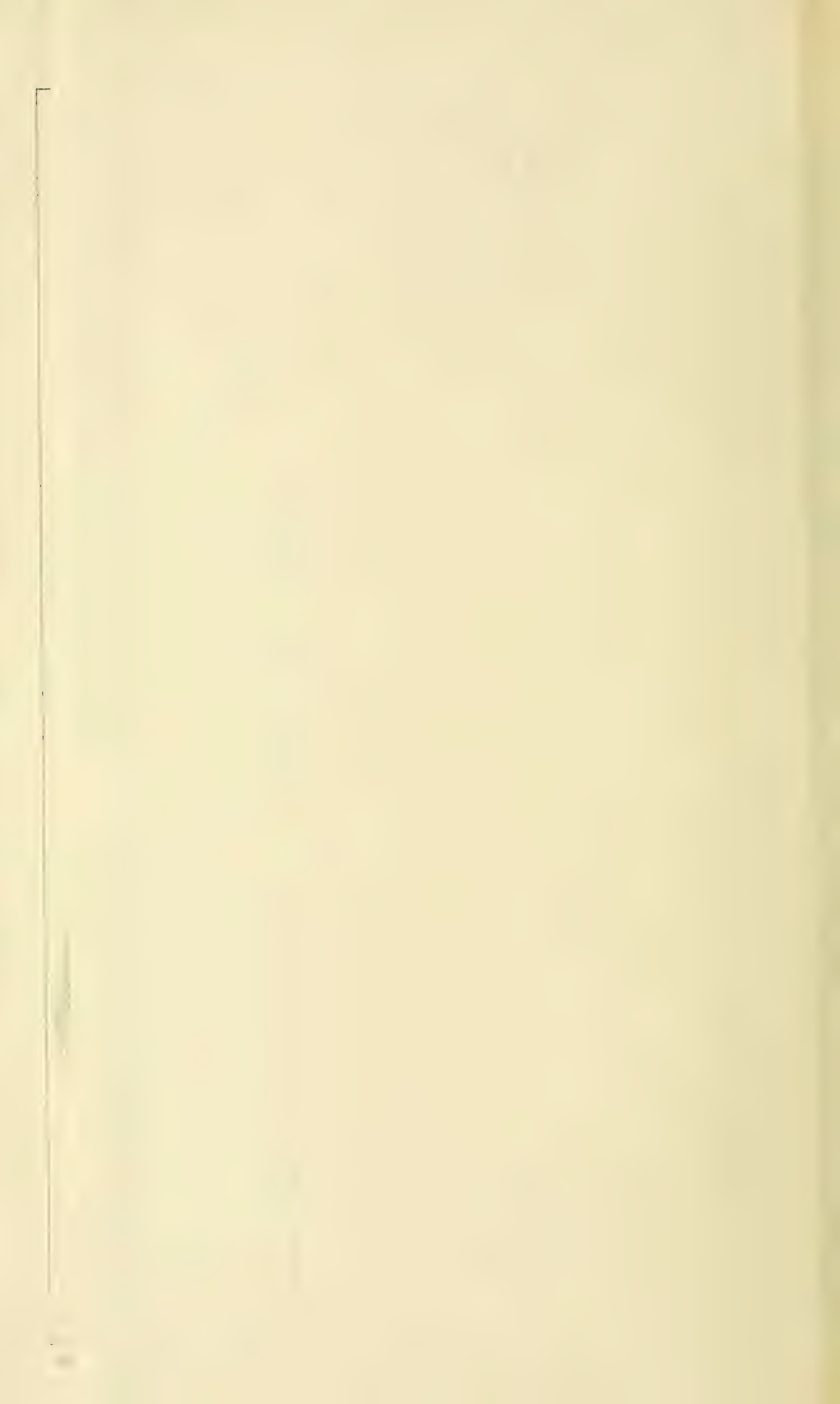
düd

st

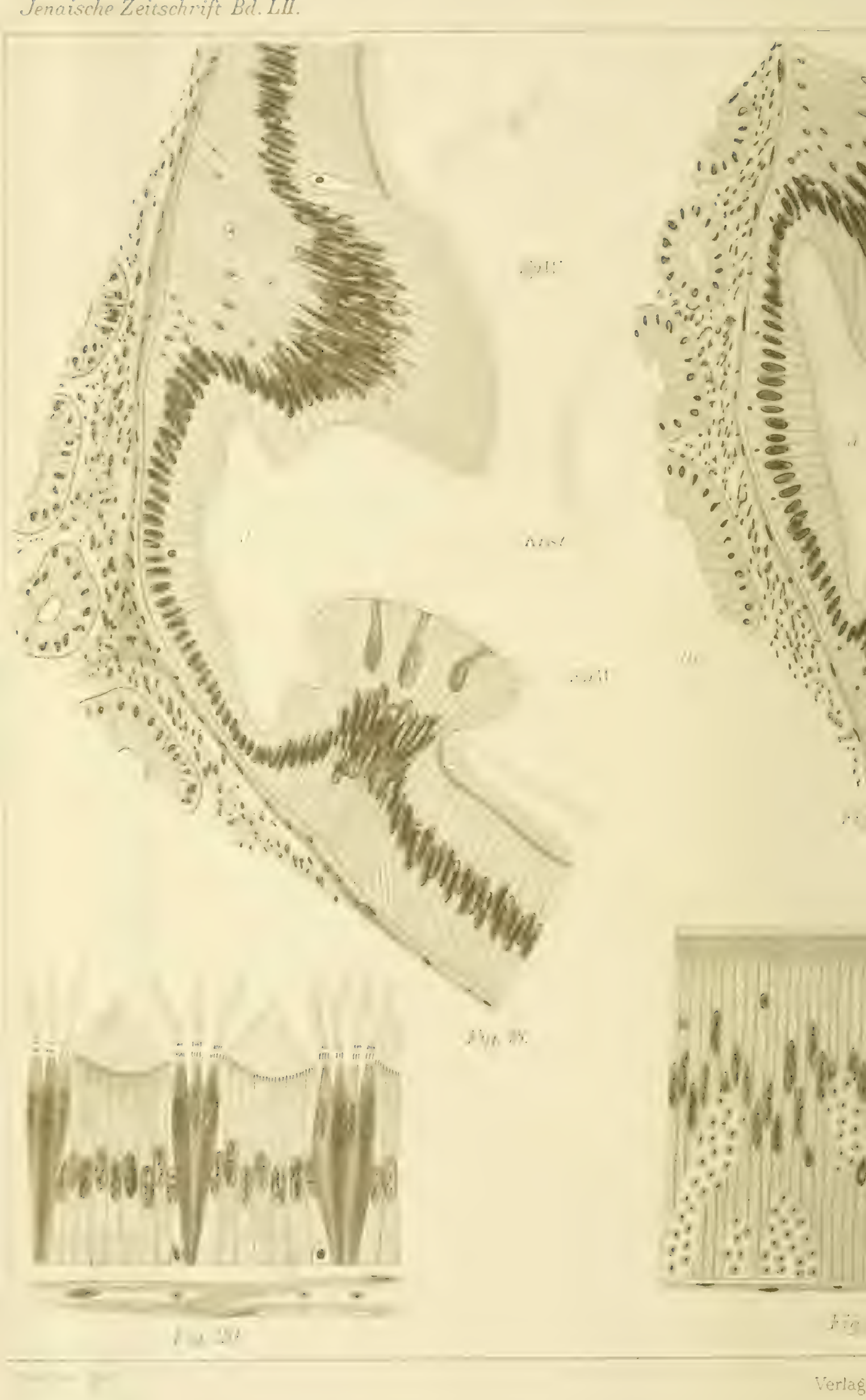




Gustav Fischer









…stav Fischer in Jena.



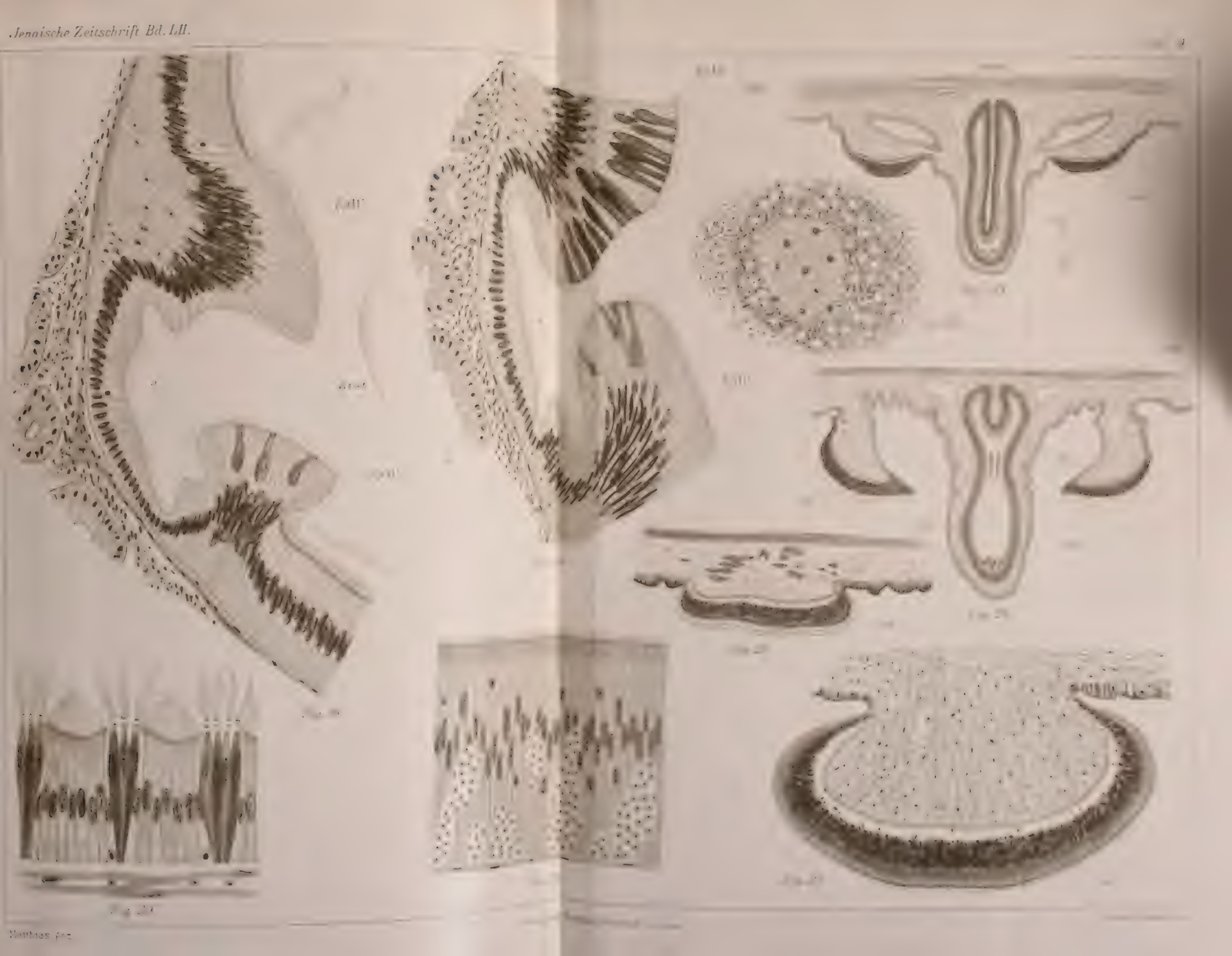








Fig. 27.

Matthias gez.



Fig. 28.

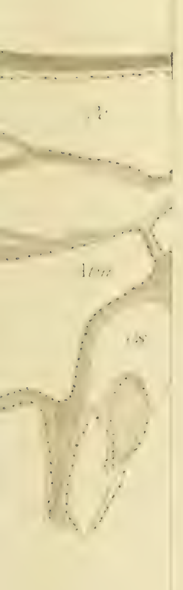


Fig. 31.




Fig. 28.
Fig. 31.



Neue Veröffentlichungen.

Über den Mechanismus der Oxydationsvorgänge im Tierorganismus. Von Dr. med. **Lina Stern**, Privatdozent der Physiologie an der Universität Genf. Mit 12 Abbildungen im Text. (VI, 61 S. gr. 8°.) 1914. Preis: 2 Mark 20 Pf.

In dieser Monographie sind die neuesten Erfahrungen auf dem überaus wichtigen, aber bis jetzt nur wenig erforschten Gebiete des Mechanismus der Oxydationsvorgänge in den Geweben der höheren Tiere zusammengestellt. Außer den Untersuchungen über die Oxydasen und die Oxydone wird hauptsächlich der Mechanismus der Verbrennungen (die Atmung) in den Geweben berücksichtigt. Diese verschiedenen Kapitel sind hauptsächlich vom experimentellen Standpunkte aus behandelt. Man findet in diesem Buche eine große Zahl von wichtigen Errungenschaften, die den Ausgangspunkt weiterer Untersuchungen bilden und die wahrscheinlich bald auch praktische Verwertung finden werden.

Das Problem der Geschwulstmalignität. Als Antrittsvorlesung im Auszuge vorgetragen am 13. Dezember 1913. Von Dr. med. **Max Versé**, a. o. Prof. und Prosektor am pathologischen Institut der Universität Leipzig. Mit 1 Tafel. 1914. Preis: 3 Mark.

„Das Problem der Geschwulstmalignität“ ist die neueste zusammenfassende Arbeit des auf onkologischem Gebiet seit vielen Jahren tätigen Verfassers betitelt; doch nimmt die Betrachtung dieser mehr sekundären Erscheinung im Wesen der Geschwülste kaum einen größeren Raum ein als die zu ihrem Verständnis durchaus nötige Erörterung des Tumorproblems selbst. Damit aber wird die ganze Schrift zu einer Darstellung des gegenwärtigen Standes der „Krebsforschung“ überhaupt und wendet sich daher auch nicht nur an die Fachgenossen, sondern vornehmlich an die Allgemeinheit der Ärzte und Biologen, denen sie vor allem die so erfolgreichen Forschungen nach der chemischen und experimentell-biologischen Seite hin zu vermitteln sucht. In der kritischen Würdigung der Resultate dieser Studien vom Standpunkt des Pathologen aus und in der Vereinigung der bei diesen Spezialuntersuchungen oft ganz auseinanderstrebenden und zu einseitig entwickelten Gedankenrichtungen auf die einzig mögliche zelluläre Geschwulsttheorie liegt ein besonderes Wertmoment der auf manch wichtige Eigenbeobachtung sich stützenden Arbeit. Sie gipfelt in einer originell durchgeführten chemisch-zellulären Erklärung des blastomatösen Entwicklungsvorganges.

Die vitale Karminspeicherung. Ein Beitrag zur Lehre von der vitalen Färbung mit besonderer Berücksichtigung der Zelldifferenzierungen im entzündeten Gewebe. Von Dr. **K. Kiyono**, Kioto (Japan). Mit einem Vorwort von L. Aschoff. Mit 5 lithographischen Tafeln. (Aus dem Pathologischen Institut der Universität Freiburg i. B.) (VII, 258 S. gr. 8°.) 1914. Preis: 16 Mark.

Die hier veröffentlichten Untersuchungen, die unter Aschoffs Aegide entstanden sind und von Aschoff auf der letzten Tagung der Deutschen Pathologischen Gesellschaft schon kurz erwähnt worden sind, haben wichtige Ergebnisse gezeitigt. Sie befassen sich besonders mit den Wanderzellen des Bindegewebes (Histiozyten) und beruhen auf Untersuchungen an Hühnern und Kaninchen unter gesunden und pathologischen Zuständen. Die Schrift dürfte die abschließende Darstellung der Zelldifferenzen mit Hilfe der Karminspeicherung bringen. Sie bestätigt, ergänzt und erweitert die wichtigen Befunde von Ribbert und Goldmann, welche mit verschiedenen vitalen Färbungen arbeitend den Wert dieser Methode scharf erkannt und zur Differenzierung mit besonderem Erfolg verwandt haben. Alle experimentell arbeitenden Biologen und Mediziner werden dem Buch Interesse entgegenbringen.

Druck v. Ant. Kampfe, Jena.

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT ZU JENA

ZWEIUNDFÜNFZIGSTER BAND

NEUE FOLGE, FÜNFUNDVIERZIGSTER BAND

VIERTES HEFT

MIT 77 FIGUREN IM TEXT UND 4 TAFELN

Inhalt:

PREIS: 20 MARK





JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1914

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.
Ausgegeben am 3. August 1914.

Neue Veröffentlichungen.

Die Übertragungsweise der Rattentrypanosomen. Ein experimenteller und kritischer Beitrag zur Kenntnis des Übertragungsproblems der Trypanosomen überhaupt. Mit besonderer Berücksichtigung der parasitischen Protozoen einiger Haustierflöhe. Von **Wilhelm Nöller**, Tierarzt. Mit 8 Abbildungen im Text und 2 Tafeln. Abdruck aus „Archiv für Protistenkunde". Band 25 und 34. (83 S. gr. 8⁰.) 1914. Preis: 3 Mark.

Inhalt: I. Die Übertragungsweise der Rattentrypanosomen durch Flöhe (1912). — II. Die Übertragungsweise der Rattentrypanosomen II (1914): 1. Untersuchungen über die Übertragungsweise durch Flöhe. 2. Die Übertragung der Rattentrypanosomen durch die Rattenlaus. 3. Übertragungsversuche durch andere blutsaugende Insekten. 4. Versuch einer Einteilung der Trypansomen nach ihrer Übertragungsweise. — Schlußsätze. — Literatur.

Das Buch will in erster Linie als Nachschlagebuch allen denen, die sich mit Übertragungsversuchen bei Trypanosomen und Leishmanien beschäftigen wollen, dienen. Aber auch über diese speziellen Forscherkreise hinaus werden namentlich Ärzte die kritischen Zusammenstellungen und Versuche über diese in heimischen Laboratorien wegen der schlechten Haltbarkeit der Überträger der pathogenen Trypanosomen nur schwer experimentell zu bearbeitenden wichtigen tropischen Krankheitserreger begrüßen.

Hypnose und Katalepsie bei Tieren im Vergleich zur menschlichen Hypnose. Von **Ernst Mangold**, Dr. med. et phil., a. o. Prof. der Physiologie in Freiburg i. Br. Mit 18 Abbildungen im Text. (82 S. gr. 8⁰.) 1914. Preis: 2 Mark 50 Pf.

Inhalt: Einleitung. — **I. Die sogenannte tierische Hypnose und verwandte Erscheinungen.** 1. Säugetiere und Vögel. 2. Niedere Wirbeltiere: a) Reptilien. b) Amphibien. 3. Wirbellose Tiere: a) Totstellung der Insekten und Spinnen. b) Totstellung und Hypnose bei Krebstieren. c) Katalepsie der Stabheuschrecken. 4. Biologische Bedeutung der tierischen Hypnose. — **II. Bisherige Deutung dieser Zustände. — III. Die Hypnose beim Menschen. — IV. Psychologische Unterschiede der tierischen und menschlichen Hypnose. Suggestion bei Tieren. — V. Eintritt und Dauer der tierischen Hypnose.** 1. Herbeiführung derselben: a) Fördernde Sinnesreize. b) Störende Sinnesreize. c) Verschiedene Dispositionen. 2. Die Eintrittszeit: Bestimmung derselben. Individuelle Unterschiede. Gewöhnung. Alter. Geschlecht. 3. Dauer der Hypnose: Verschiedene Tierarten. Individuelle Unterschiede. Alter. Persönliche Schwankungen. Gewöhnung. Temperatur. Licht. 4. Das Erwachen aus der Hypnose. — **VI. Physiologische Veränderungen während der tierischen Hypnose.** 1. Veränderungen im Gebiete des Muskelsystems: a) Bewegungslosigkeit. b) Abnahme des Muskeltonus. c) Katalepsie. 2. Vegetative Organfunktionen. 3. Sinnesfunktionen: Gesichts-, Gehörs-, Geruchs- und statischer Sinn. Analgesie. 4. Reflexerregbarkeit. — **VII. Das Zentralnervensystem in seiner Bedeutung für die tierische Hypnose.** 1. Exstirpationsversuche: a) bei Wirbellosen. b) bei Wirbeltieren. 2. Die physiologischen Vorgänge im Zentralnervensystem. Theorie der tierischen Hypnose. — **VIII. Zusammenfassung der Ergebnisse, insbesondere der Übereinstimmungen zwischen tierischer und menschlicher Hypnose.** — Literaturverzeichnis.

Die vorliegende Abhandlung wendet sich hauptsächlich an Neurologen, Physiologen und Zoologen. Sie ist entstanden als ausführliche Bearbeitung von Vorträgen, die der Verfasser, nach mehrjähriger Beschäftigung mit dem Gegenstande, in Freiburg und in der Frankfurter Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft hielt. Physiologen und Zoologen werden darin eine systematisch und nach physiologischen Gesichtspunkten geordnete Zusammenfassung alter und neuer Erfahrungen über tierische Hypnose, Bewegungslosigkeit, Totstellungsreflex und Katalepsie finden.

Durch eingehende Prüfung der Tatsachen, Analyse der physiologischen Symptome, Gegenüberstellung der vergleichbaren Zustandsänderungen und ihres Verlaufes bei Tieren mit denjenigen bei der menschlichen Hypnose soll die Arbeit auf neue Gesichtspunkte und Fragestellungen hinweisen, die auf diesem ebenso anziehenden als bisher wenig berücksichtigten Gebiete zu weiteren Versuchen, Beobachtungen und Deutungen Anlaß geben.

Beiträge zur Anatomie von Saccobranchus fossilis (Günther).

Von

Carl Pape aus Hamburg.

Mit Tafel XI und 24 Figuren im Text.

I. Einleitung.

a) Vorbemerkung.

Die Gattung Saccobranchus (Cuvier und Valenciennes), Heteropneustes (Müller), gehört zur Familie der Siluridae, und zwar zur Unterfamilie der Siluridae heteropterae, welche nach A. Günther[13]) die Gruppe der Silurina umfaßt. Saccobranchus bewohnt die süßen Gewässer Vorder- und Hinterindiens. Nach Bleeker[1]) ist er auf das Festland beschränkt, kommt also, abgesehen von Ceylon, nicht auch auf dem indischen Archipel vor. Die mir zur Verfügung stehende Spezies Saccobranchus fossilis hat nach Günther ihren Verbreitungsbezirk in Hindostan, Nepal und Khasya (s. Tabelle).

Saccobranchus besitzt mit anderen Siluroiden die Fähigkeit, in sehr sauerstoffarmem Wasser leben zu können. Ein aus zwei Säcken bestehendes akzessorisches Atmungsorgan ermöglicht es ihm, den Bedarf an Sauerstoff direkt der Luft zu entnehmen und so längere Zeit außerhalb des Wassers zu verweilen. Wenn in der Trockenzeit die Gewässer versiegen, geraten viele Siluroiden in Gefahr, der sie dadurch zu entgehen suchen, daß sie sich nach den Berichten englischer Forscher, wie Day[7]) und Boake, in den übrig bleibenden kleineren Wasserbecken und schlammigen Pfützen bisweilen in beträchtlichen Mengen ansammeln, um hier ein amphibisches Leben zu führen. Dabei werden oft, besonders in der Nacht, große Wanderungen von einem Tümpel zum anderen vorgenommen. Zweifellos gehört auch Saccobranchus zu diesen

Anm.: Die Zahlen hinter den Autorennamen beziehen sich auf die betreffenden Nummern im Literaturverzeichnis.

Fischen, obwohl ich in der Literatur keine speziell auf ihn bezogene Notiz vorfinde. Seine gerade auf diese amphibische Lebensweise angepaßte Organisation läßt aber, wie kaum bei einem anderen Vertreter der Siluroiden, darauf schließen.

Ich schicke diese biologischen Bemerkungen deshalb voraus, weil sie für die Beurteilung der oft merkwürdigen anatomischen Verhältnisse von großer Wichtigkeit sind. Viele Erscheinungen werden, wie sich später zeigen wird, nur ihre Erklärung in der Anpassung an besondere Lebensbedingungen finden.

b) Historischer Überblick.

Schon vor Mitte des vergangenen Jahrhunderts war die Gattung Saccobranchus bekannt.

In ihrer „Histoire naturelle des Poissons" (T. XV, 1840) widmen Cuvier und Valenciennes[6]) der Gattung Saccobranchus einen längeren Absatz, speziell wird behandelt Saccobr. singio (C. V.). Hier wird auch angegeben, daß ein englischer Arzt Wyllie[41]), der sich längere Zeit in Indien aufgehalten hatte, 1830 die ersten anatomischen Untersuchungen über den Fisch herausgab.

Die Arbeit der beiden französischen Forscher bringt eine ganze Reihe anatomischer Tatsachen; auch werden hier schon über die Physiologie der Atemsäcke Vermutungen ausgesprochen, Vermutungen, die sich allerdings durch neuere Arbeiten nicht bestätigt haben. Besonders hervorgehoben wird die Verwandtschaft mit Heterobranchus und Clarias und das Skelettsystem der Saccobranchen mit dem der beiden anderen Siluroiden verglichen. Auch die osteologischen Angaben sind dürftig. Die innere Anatomie wird nur gestreift. Dagegen sind eine ganze Reihe von Messungen vorgenommen worden, die aber wegen der großen Variabilität der Fische nicht von großem systematischen Werte sind. Histologische Untersuchungen fehlen ganz.

Merkwürdig ist allerdings, daß diese bedeutenden Ichthyologen die eigentümliche Verlagerung von Eingeweideteilen ganz übersehen haben.

Diese auffallende Erscheinung wird zuerst von Hyrtl[17]) 1853 verzeichnet, der ebenfalls S. singio untersucht. Er gibt eine Übersicht der Verdauungsorgane: den Darmtractus behandelt er sehr kurz, die Mundhöhle und den Anfangsdarm bis zum Magen gar nicht, dagegen die Verlagerung von Leber und Niere, nicht aber die der Schwimmblase. Daneben beschreibt er den

Kreislauf und die Atmungsorgane, den ersteren nur so weit, als er in Beziehung zu den Kiemenbögen und den Atemsäcken tritt. Wichtig ist die Feststellung über die Blutversorgung der Atemsäcke.

Der Befund HYRTLS für S. singio wird in einer weiteren Arbeit von BURNE[4]) bestätigt und auch für S. fossilis angegeben. Sie bestätigt nur, was andere Forscher schon vor ihm gefunden haben, nämlich daß die Blutversorgung der Atemsäcke bei S. fossilis auf beiden Seiten vom 4. Kiemenbogen ausgeht, während sie bei S. singio nur beim linken vom 4., beim rechten hingegen vom 1. Kiemenbogen aus erfolgt; im übrigen liefert sie nichts Neues.

In der 1910 erschienenen Arbeit von RAUTHER[31]): „Die akzessorischen Atmungsorgane der Knochenfische“ werden auch Kiemen und Atemsäcke von S. fossilis, sowie ihre Blutversorgung einer eingehenden anatomischen und histologischen Untersuchung unterzogen. Auf die Resultate dieser Arbeit wird später Bezug genommen werden.

Die verschiedenen systematischen Werke, in denen sich Angaben über Saccobranchus finden, will ich hier nicht anführen. weil sie später doch erwähnt werden; sie geben nur einige rein äußerliche Merkmale an.

Über Saccobranchus fossilis ist also, abgesehen von den Untersuchungen von RAUTHER bis jetzt nicht gearbeitet worden. Es finden sich nur einige zerstreute Notizen. Auch eine detaillierte Schilderung äußerlicher Merkmale sowie der inneren Anatomie fehlt.

Im folgenden soll versucht werden, einige der eben genannten Lücken auszufüllen. Ich werde zunächst eine Beschreibung nach äußeren Merkmalen geben; später werden dann in besonderen Kapiteln einzelne Organsysteme einer besonderen Betrachtung unterzogen.

c) Beurteilung der systematischen Einteilungsprinzipien.

Bevor ich mich zur Beschreibung von Saccobranchus fossilis wende, möchte ich einiges in betreff der Systematik bemerken.

A. GÜNTHER[13]) gibt in seinem „Catalogue of Fishes“ von Saccobranchus vier Arten an: singio, fossilis, microps und microcephalus. Das Einteilungsprinzip ist zumeist ein rein äußeres, da innere anatomische Verhältnisse kaum berücksichtigt werden. Ebenso verfährt F. DAY[8]) in „The Fishes of India“. Er unterscheidet aber nur zwei Arten: microps und fossilis. DAY faßt unter

		Körperhöhe zur Totallänge (ohne Schwanz)	Kopflänge zur Totallänge (ohne Schwanz, bis Ende des Operculum)	Maxillarfaden	Auge zu Schnauzenlänge	Abstand der Dorsalflosse v. Schnauzenende zur Totallänge (ohne Schwanz)	Pectoraldorn
singio	Günther	1 : 7½	1 : 6¼	bis Ende der Pectoralflosse oder darüber	mäßig groß ½	1 : 3	stark ¾ des Kopfes
fossilis	Günther	1 : 7	1 : 6	Mitte oder Ende der Pectoralflosse	klein ⅓	1 : 3	mäßig ⅔
microps	Günther	1 : 8	1 : 8	bis Wurzel der Ventralflosse (oder fast)	klein ⅓	1 : 3,5	⅔ schwach gezähnelt
microcephalus	Günther	1 : 8	1 : 7	über Mitte der Pectoralflosse	mäßig groß ½	1 : 3,2	wie Kopf ohne Schnauze. Beide Seiten gezähnelt
singio: Cuv. u. Valenc.		?	1 : 7 und mehr	Max.-Fad.: Kopf = 5 : 4	⅐ des Kopfes	?	?
Buchanan	nach Cuv. u. Valenc.	?	?	?	?	?	?
Bloch	nach Cuv. u. Valenc.	?	?	?	?	?	?
microps	Day	1 : 8	1 : 7½	Wurzel der Ventralflosse	⅓	1 : 3,5	⅔ schwach gezähnelt
fossilis	Day	1 : 5—8	1 : 5½—7	Mitte der Pectoralfl. od. sogar Ventralfl.	⅓—½	1 : 3	⅔—¾ innen und außen gezähnelt
I 170 mm		1 : 7	1 : 6	Mitte der Pectoralflosse	⅓	1 : 3,3	mäßig ⅔ (beide Seiten gezähnelt)
II 135 mm		1 : 9	1 : 6	Ende des Pectoraldorns	⅓	1 : 3,4	⅔—¾ (beide Seiten gezähnelt)
III 144 mm		1 : 9	1 : 6,3	Mitte des Dorns	⅓	1 : 3,5	⅔ „
IV 125 mm		1 : 9	1 : 6,5	über Ende des Dorns	⅓	1 : 3,4	⅔ „
V 115 mm		1 : 9,5	1 : 6,4	Mitte bis Ende des Dorns	⅓	1 : 3,4	⅔ „
VI 145 mm		1 : 8	1 : 6.3	Mitte	⅓	1 : 3,5	⅔ „
VII 115 mm		1 : 7	1 : 6,4	Ende	⅓	1 : 3,3	⅔ „
VIII 105 mm		1 : 7	1 : 6,2	über Ende	⅓	1 : 3,2	⅔ „
IX 170 mm		1 : 9,5	1 : 7	—	½—⅓	1 : 3,5	⅔ „

Ventralflosse	Kerbe zwischen Caudal- und Analflosse	Nasenfaden	Zahnband am Vomer	Flossenstrahlen						Vorkommen
				B	D	A	P	V	C	
bis 3. oder 4. Analstrahl	+	?	?	7	$^{6}/_{7}$	$^{68}/_{70}$	$^{1}/_{6}$	6	?	Bengalen, Cochinchina
kurz, bis Ursprung der Analflosse	kaum +	?	?	?	7	64	$^{1}/_{6}$	6	?	Hindostan, Nepal, Khasya
" Ursprung der Analflosse	vereinigt —	sehr lang, Ende des Pector.	in d. Mitte unterbrochen	?	8	70	$^{1}/_{6}$	6	?	Ceylon; braun
"	tiefe Kerbe +	Ende des Occipitalfortsatzes	"	?	8	74	$^{1}/_{7}$	6	?	Ceylon
?	?	wie Kopf	"	7	6	74	$^{1}/_{7}$	6	15	Malabar, Pondichery
?	?	?	?	?	7	61	$^{1}/_{7}$	6	12	?
?	?	?	?	8	6	70	$^{1}/_{7}$	6	19	?
bis Analflosse	vereinigt —	?	unterbrochen	?	8	70	$^{1}/_{6}$	?	?	Ceylon; braun
bis 3. oder 4. Analstrahl	+	?	"	7	$^{6}/_{8}$	$^{60}/_{79}$	$^{1}/_{7}$	6	19	Indien, Burma; bleigrau
kurz, bis Analflosse	kaum +	—	"	7	6	72	$^{1}/_{6}$	6	20	
"	"	Anfang der Pectoralflosse	"	7	8	64	$^{1}/_{6}$	6	21	
"	"	"	"	7	7	71	$^{1}/_{6}$	6	22	
"	"	über Anfang d. Pectoralfl.,	"	7	7	—	$^{1}/_{7}$	6	22	
"	"	über Anfang d. Pectoralfl. über Occipit.-Fortsatz	"	7	7	—	$^{1}/_{6}$	6	—	
"	"	Anfang des Pector.	"	—	7	—	$^{1}/_{6}$	6	—	
"	"	"	"	—	—	—	$^{1}/_{6}$	6	—	
"	"	"	"	—	7	—	$^{1}/_{6}$	6	—	
"	"	—	"	—	—	—	—	—	—	

fossilis die von GÜNTHER als singio, fossilis und microcephalus unterschiedenen Arten zusammen. Da sich aber die bei GÜNTHER als singio und fossilis angeführten Arten schon durch die verschiedene Blutversorgung der Atemsäcke wesentlich unterscheiden, so erscheint mir die Einteilung von GÜNTHER doch als die bessere. Eine derartige Abweichung in anatomischer Beziehung ist sicher nicht als Variation aufzufassen, vielmehr erlaubt sie weit besser als die meisten der von beiden Autoren angegebenen Kriterien eine Unterscheidung. Überhaupt ist ja den Maßzahlen, die das Verhältnis einzelner Körperteile zueinander angeben, systematisch kein hoher Wert zuzuschreiben, wenigstens nicht bei Fischen, die in einer Art oft außerordentlich stark variieren.

Da mir nur eine einzige Spezies zur Verfügung steht, so kann ich zur Systematik in dieser Richtung kaum Stellung nehmen. Jedoch möchte ich es nicht unterlassen, die von mir gemachten Beobachtungen mit den in der Literatur vorgefundenen Angaben zu vergleichen. Zur Vereinfachung habe ich die Beschreibungen bzw. Angaben von GÜNTHER und anderen Autoren in Form einer Tabelle zusammengestellt und auch meine Untersuchungen eingetragen. Für manche Rubrik fehlt in der Literatur die betreffende Angabe; es ist dies durch ein ? vermerkt. In den Fällen, wo ich selbst keine Untersuchungen angestellt habe, steht ein —.

Aus der Tabelle geht mit Deutlichkeit hervor, daß die zur Bestimmung in den verschiedenen Systematiken angegebenen Verhältniszahlen nur relativen Wert haben. DAY sagt schon, daß z. B. das Verhältnis von Körperhöhe zur Totallänge außerordentlich mit der Nahrung und auch mit den Jahreszeiten wechselt. Der verschiedene Befund an Flossenstrahlen in der Caudal- und Analflosse bei einer Spezies ist ein eklatantes Beispiel großer Variabilität der Fische. Kein Wunder, wenn daher die Angaben der

---

Anm. 1: Für manche Rubriken fehlen bei mir deshalb die Angaben, weil ich die betreffenden Organe zum Schneiden verwendet habe. In diesem Falle war natürlich eine exakte Messung oder Zählung ausgeschlossen. Dagegen habe ich an anderen Exemplaren Untersuchungen vorgenommen, deren Ergebnisse nicht eingetragen sind, die aber die gemachten Beobachtungen nur bestätigen.

Anm. 2: Bei der Zählung von Flossenstrahlen bin ich immer so verfahren, wie es CUVIER und VALENCIENNES angeben: um jeden Strahl isoliert zu erhalten, wird die Haut abgezogen, ein Übersehen ist dann ausgeschlossen. Bei der sehr langen Analflosse habe ich nach einer gewissen Anzahl Nadeln eingesteckt, so daß eine spätere Kontrolle schnell auszuführen ist.

Autoren zum Teil ganz erheblich voneinander abweichen. Als sicheres Unterscheidungsmerkmal erweist sich die Anzahl der Flossenstrahlen nur bei den paarigen Extremitäten. Doch auch hier habe ich in einem Fall (S. IV) die Zahl 1/7 vorgefunden. Ziemlich konstant scheint weiter die Anzahl der Branchiostegalstrahlen zu sein. Die Anzahl der Strahlen in der Dorsalflosse ist zwar wie bei den Pectoral- und Ventralflossen gering, aber schon wechselnd. Auch ist es nach meiner Meinung sehr gewagt, die Länge der Bartfäden zur Artbestimmung heranzuziehen. Aus der Tabelle geht klar hervor, daß die Länge der Barteln im umgekehrten Verhältnis zur Körperlänge steht. Besonders gut ist dies am Maxillarfaden zu beobachten. Man stelle nur I, III und VI der Gruppe IV, V, VII und VIII gegenüber.

II. Makroskopischer Teil.

A. Beschreibung nach äußeren Merkmalen.

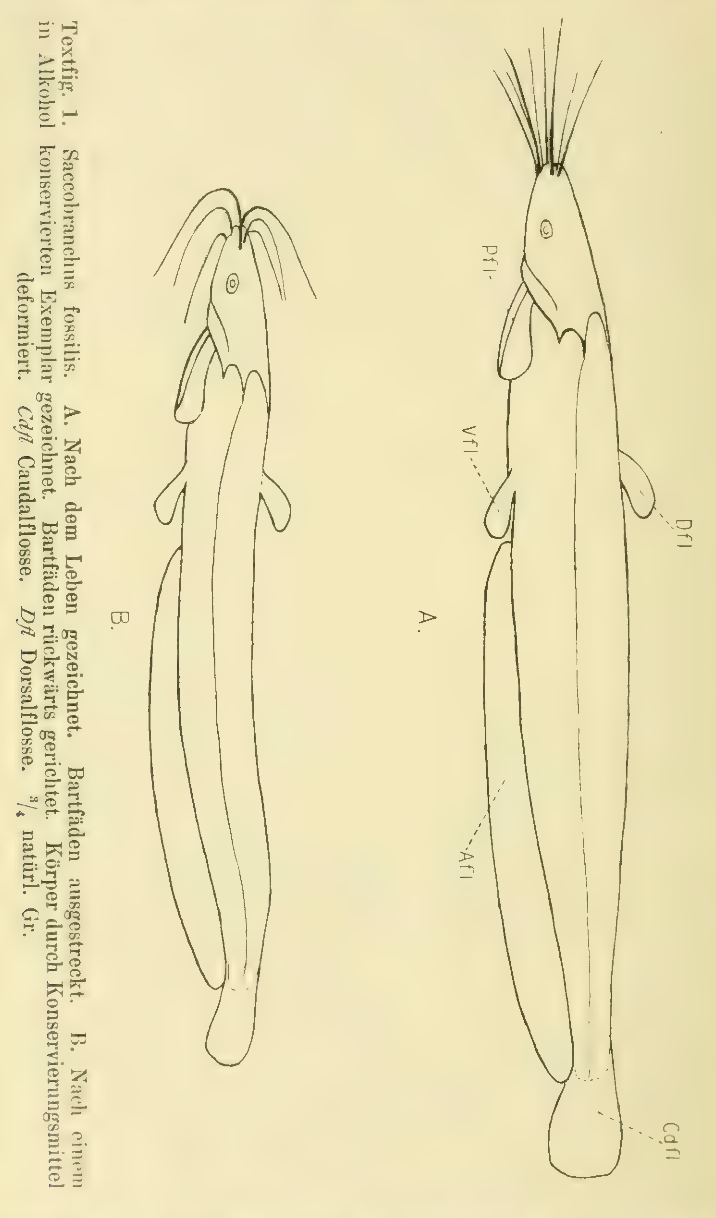
a) Gestalt.

Charakteristisch für die Gestalt von Saccobranchus fossilis ist der sehr flache Kopf; im Gegensatz dazu steht der an den Seiten stark zusammengedrückte Körper von keilförmigem Querschnitt. Das allerdings recht schwankende Verhältnis von Körperhöhe zur Totallänge [1 : 7(9)] gibt aber doch eine anschauliche Vorstellung von der Schlankheit des Tieres. An lebenden Exemplaren sind Ober- und Unterseite beide ganz schwach konvex gekrümmt, nur das letzte Stück der Unterseite kurz vor der Schwanzflosse ist konkav. Wesentlich anders erscheint die Form am konservierten Material; gerade Alkoholpräparate geben leicht Veranlassung zu Mißdeutungen (Textfig. 1). Die Oberseite des Körpers ist an solchen Präparaten bis weit in die Schwanzregion hinein schwach konkav, die Unterseite konvex; das letzte Stück des Körperendes dorsal konvex und ventral konkav. Die Seitenansicht macht somit den Eindruck eines sanft geschwungenen *S*.

b) Kopf.

Die Form des Kopfes ist dem Leben auf dem Grunde vorzüglich angepaßt. Der Kopf ist dorsoventral abgeplattet, die Unterseite bildet mit der Bauchpartie eine Ebene, so daß der Fisch dem Grunde bequem aufliegen und leicht über ihn hinweg-

gleiten kann (Fig. 1, 2, 4). Die Oberseite des Kopfes steigt dagegen in sanftem Bogen nach dem Rücken an. Vorn an der



Textfig. 1. Saccobranchus fossilis. A. Nach dem Leben gezeichnet. Bartfäden ausgestreckt. B. Nach einem in Alkohol konservierten Exemplar gezeichnet. Bartfäden rückwärts gerichtet. Körper durch Konservierungsmittel deformiert. *Cdfl* Caudalflosse. *Dfl* Dorsalflosse. $^3/_4$ natürl. Gr.

Schnauze ist er verhältnismäßig schmal und entspricht etwa der Breite des übrigen Körpers. Nach hinten zu aber verbreitert er sich enorm und erreicht in der Höhe der Opercula seine Maximal-

breite, die mithin die Maximalbreite des Fisches überhaupt darstellt (Fig. 1).

Der quergestellte, schmale und nicht vorstülpbare Mund ist von acht Bartfäden umgeben. Der Vorderrand des Mundes wird von lippenähnlichen Hautverdickungen gebildet, die sich von der übrigen Haut durch die dunklere Färbung auszeichnen (Fig. 5A *Ol*, 5B *Ul*). Die Oberlippe ist etwas stärker geschwungen als die Unterlippe, wodurch die Mundwinkel etwas herabgezogen werden. An den Mundwinkeln entspringt je ein Bartfaden, der vom Maxillare gestützte Maxillarfaden (Textfig. 3 *Mxfd*); darüber, zwischen dem Naseneingang und dem Auge, der Nasenfaden (Textfig. 3 *Nfd*). Unter der Unterlippe nehmen nebeneinander die beiden Mandibularfäden ihren Ursprung, so daß der innere von ihnen sich der Körpermitte ziemlich nähert (Fig. 1, 2). Die Fäden sind bei lebenden Tieren immer straff, nicht eingerollt; auch pflegen die Tiere sie stets nach vorn zu strecken, selbst bei raschen Bewegungen. Niemals richten sie die Barteln nach hinten, wie man aus Abbildungen, die man in einigen Werken [Goodrich[12]), Day[8])] findet, vermuten könnte. Es würde dies ja auch ihrer physiologischen Funktion als Tastorgane widersprechen (Textfig. 1 u. Fig. 4). Im allgemeinen sind der Oberkiefer- und Nasenfaden schräg nach oben gerichtet, der letztere am steilsten. Die beiden Mandibularfäden zeigen gewöhnlich schräg nach unten. Der Maxillarfaden steht am weitesten nach außen. Bei toten Tieren findet man die Bartfäden meist eingerollt. Es beruht dies jedenfalls auf dem Zurücktreten des Blutes aus dem Hauptgefäß.

A

B.

C

D.

E

Textfig. 2. Querschnitte durch verschiedene Körperregionen. A. Kopf; hinter vorderer Fontanelle. B. Rumpf; kurz vor Dorsalflosse. C. Anfang der Analflosse. D. Kurz hinter Ende des Atemsackes. E. Nähe der Caudalflosse. Vergr. 2 : 1.

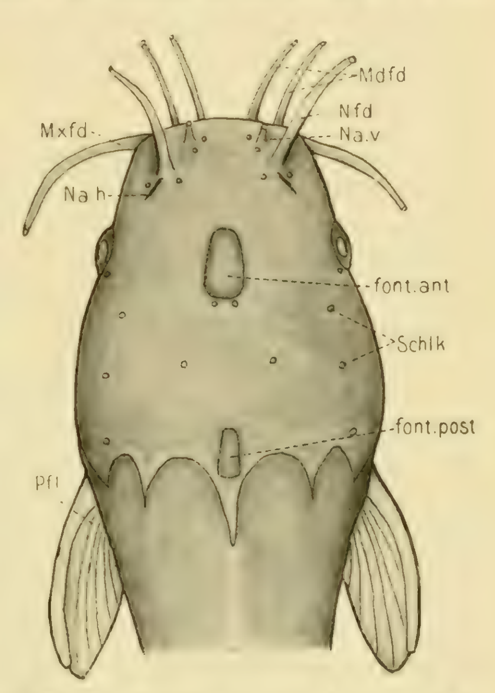
Über die einzelnen Größenverhältnisse der Bartfäden orientiert die Tabelle. Sie erreichen bei Erwachsenen durchschnittlich die Länge des Kopfes, bei kleineren Exemplaren sind sie verhältnismäßig länger (s. Tabelle).

Das in der Höhe der Mundwinkel gelegene Auge von Saccobranchus fossilis ist verhältnismäßig klein. Auffällig ist, daß es mehr oder weniger halbkugelig vorgestülpt ist. Weiter habe ich bemerkt, daß die Augen beweglich sind, und zwar schräg rückwärts nach unten gerichtet werden können, doch dauert dies nur einen Moment. Die Bewegung erfolgt gleichzeitig auf beiden Seiten. Wahrscheinlich ist das Sehvermögen, wie ich beobachtet habe, im Vergleich zu anderen Fischen (Cyprinoiden) gering. Die Tiere verlassen sich mehr auf ihren Tastsinn. Gegenstände, die man ihnen in den Weg stellt, bemerken sie erst dann, wenn sie mit ihren Barteln dagegen stoßen. Als typische Nachttiere haben sie wahrscheinlich durch Nichtgebrauch der Augen das Gefühl für feinere Lichtempfindung verloren. Bekanntlich kann die Reduktion der Augen bei Siluroiden so weit gehen, daß sie von der Haut bedeckt werden (Euglyptosternum, Styogenes). Die Bewegungserscheinung am Auge, vielleicht auch die Kleinheit desselben, ist jedenfalls auf eine Anpassung an einen Aufenthalt auf sehr schlammigem Gebiet mit wenig Wasser zurückzuführen.

Die Nase (Textfig. 3) ist paarig und hat jederseits zwei Öffnungen, die verhältnismäßig weit voneinander entfernt liegen. Die Eingangsöffnung liegt etwas über der Oberlippe und ist mit einer häutigen Röhre versehen, die man bei flüchtiger Betrachtung als die Reste oder Anfänge eines Bartfadens halten könnte. Die beiden Hautlamellen sind wie die benachbarten Bartfäden schräg nach oben gerichtet. Anders gestellt ist die zweite Öffnung, die, wie schon erwähnt, am Nasenfaden liegt. Sie bildet einen langen, engen Spalt, der am Nasenfaden beginnt und nach dem Auge zu gerichtet ist. Ich möchte an dieser Stelle nicht unerwähnt lassen, daß die Stellung des Nasenfadens bei Saccobranchus fossilis insofern bemerkenswert ist, als bei Siluroiden mit weit entfernten Nasenöffnungen der Nasenfaden sich im allgemeinen hinter der spaltförmigen Öffnung befindet, also zwischen dieser und dem Auge (Plotosus). Die Stellung, wie sie Saccobranchus aufweist, ist dagegen typisch bei Formen mit eng aneinanderliegenden Nasenöffnungen (Bagasius, Euglyptosternum).

Für die Gestaltung des Kopfes ist charakteristisch, daß das Schädeldach mit seinen weit nach rückwärts reichenden Verlänge-

rungen in drei große und zwei kleine Spitzen ausläuft (Textfig. 3 und Fig. 4). Der mittlere große Dorn wird gebildet von dem Fortsatz des Supraoccipitale und den verwachsenen Neurapophysen des ersten Wirbelkomplexes. Die beiden andern großen, auch in der Längsrichtung verlaufenden Spitzen begrenzen den oberen Rand der Schwimmblasenkapsel. Es sind die Fortsätze der mit dem Schädel durch Nähte verbundenen Posttemporalia. Durch diese drei großen Dornen werden zwei annähernd halbkugelige Nischen gebildet, welche die Mündungen der Atemsäcke in die Kiemenhöhle markieren. Zwischen die Posttemporalia und das Supraoccipitale schieben sich noch die Pterotica ein, die somit einen Teil des vorderen Randes der Nischen einnehmen. — Die zwei kleineren Spitzen sind ebenfalls Verlängerungen der Posttemporalia und begrenzen den vorderen Rand der Schwimmblasenkapsel. Sie sind weit weniger auffallend als die drei großen Dornen (vgl. Skelettsystem).



Textfig. 3. Kopf in dorsaler Ansicht. Bartfäden stark gekürzt. *Na. h* hintere Nasenöffnung; *Na. v* Naseneingang; *Nfd* Nasenfaden; *Schlk* Ausmündungen von Schleimkanälen. Vergr. 2 : 1.

In der Medianlinie des Schädeldaches bemerkt man weiter zwei Fontanellen, die nur von der Haut überzogen sind (Textfig. 3). Schon Cuvier und Valenciennes erwähnen das Vorhandensein eines Loches zwischen den Augen. Das größere vordere erscheint als eine längsovale Vertiefung im Parietofrontale. Die kleinere hintere, von den französischen Forschern nicht erwähnte Fontanelle ist ein ähnlicher Spalt im Supraoccipitale und liegt unmittelbar vor dem langen Fortsatz.

Wird der Schädel auf der Dorsalseite durch die angefügten Posttemporalia verlängert, so schieben sich umgekehrt Teile des

Schultergürtels auf der Ventralseite weit nach vorn (Fig. 1). Die schon vorher erwähnte flache Partie des Schädels gehört streng genommen nicht mehr dazu. Das horizontal gelegene Stück von der Vereinigung der Kiemenhäute bis zum Beginn des Rumpfes wird gebildet von den außerordentlich verbreiterten Claviculae und Interclaviculae des Schultergürtels. Sie stoßen mit groben Zähnen in der Mitte zusammen und bilden eine große starke Platte mit vorderer Spitze und konkavem Hinterrand (Textfig. 21). Unter dieser in ihrem unteren Abschnitt deutlich quergestreiften Platte liegt das Herz, das somit bei dem Leben auf dem Grunde gegen Verletzung ausgezeichnet geschützt ist (Textfig. 4).

Eine vorzügliche Anpassung an das Leben auf schlammigem Grunde zeigt weiter die Ausbildung des Opercularapparates (Fig. 1). Die schräg nach unten gerichteten Kiemenspalten werden durch die Opercula, besonders aber durch die mächtigen Kiemenhäute vollständig verdeckt. Die Kiemenhäute sind frei und stoßen nur vorn am Isthmus zusammen. Die Branchiostegalstrahlen sind von sehr verschiedener Länge: an der Medianlinie sind sie klein und schwach, der erste mißt bei Individuen von 12—15 cm Länge nur 2—3 mm; nach außen nehmen sie rasch an Länge zu, der 7. Strahl hat eine Länge von über 12 mm. Die Kiemenhäute können der verbreiterten Clavicula bzw. Interclavicula eng angelegt werden; diese wird dann zum Teil verdeckt und so ein völliger Verschluß der Kiemenhöhle herbeigeführt. Auch an abgestorbenen Tieren kann man diese Erscheinung noch beobachten, so daß es oft Schwierigkeiten macht, die Kiemenhöhle durch Aufheben der Kiemenhäute frei zu legen.

Es sei noch bemerkt, daß die am Kopf ausmündenden Schleimkanäle (Textfig. 3) verhältnismäßig gut sichtbar sind; die Ausführgänge der Seitenlinie am Körper sind jedoch meist kleiner, besonders in der Schwanzregion.

c) Rumpf und Flossen.

Der an den Kopf angrenzende Rumpf ist zunächst walzenförmig. An der Dorsalseite bildet die Fortsetzung der mittleren Spitze bis zur Dorsalflosse einen nur schwach ausgeprägten Grat. Die Ventralseite ist stark abgeflacht, doch nimmt diese Verflachung schon an den Ventralflossen beträchtlich ab. Diese Partie ist bei den geschlechtsreifen Weibchen unförmig aufgetrieben; doch kann schon durch die oft in großen Mengen aufgenommene Nahrung

der Bauch erheblich an Umfang zunehmen. Hinter den Ventralflossen bzw. der Dorsalflosse ist der Körper seitlich stark zusammengepreßt. Auf der Ventralseite wird der dadurch hervorgerufene keilförmige Querschnitt noch verstärkt durch die sehr hohe und lange Analflosse. In der Nähe der Caudalflosse ist der Körper so schmal, daß man deutlich die Unterbrechungen zwischen den einzelnen Wirbeln, die Rosenkranzanordnung der Chorda, erkennen kann. Zur Veranschaulichung dient Textfig. 2, die Querschnitte aus verschiedenen Körperregionen wiedergibt.

Von den paarigen Extremitäten sind die horizontal gestellten Pectoralflossen mächtig entwickelt, während die Ventralflossen nur schwach ausgebildet sind (Fig. 1).

Die ersteren sind ausgezeichnet durch einen gewaltigen Dorn, die einzige den Tieren zu Gebote stehende Waffe. Dieser Dorn, der im normalen Zustand etwa einen Winkel von 45° zur Körperoberfläche einnimmt oder ihr sogar anliegt, wird bei raschen Bewegungen, besonders bei Reizungen senkrecht zum Körper gestellt. Eine besondere Sperrvorrichtung erschwert ein Zurückschnappen in diesem Falle (s. Skelettsystem: Schultergürtel). Der Dorn stellt so mit seiner scharfen Spitze eine gefährliche Verteidigungswaffe dar. Er ist an beiden Seiten fein gezähnelt. Außer diesem einen knöchernen Strahl sind noch sechs weiche vorhanden, von denen der erste den knöchernen an Länge ein wenig übertrifft. Auch dieser merkwürdige Bau der Pectoralflossen ist auf eine Anpassung an das Landleben zurückzuführen. Die Tiere können dieselben vorzüglich zur Fortbewegung auf dem Lande benutzen. Die Bewegungsweise erinnert an die der Pinnipedier. Der starke Pectoraldorn wird als Stütze gegen den Boden gestemmt, während der Hinterkörper, dem sich die lange Analflosse eng anlegt, schlängelnde Bewegungen ausführt.

Ganz anders verhalten sich die Ventralflossen. Sie sind bauchständig, liegen kurz vor dem After und haben sechs weiche Strahlen. Sie sind von auffallend kleiner Dimension und rufen unwillkürlich den Eindruck einer Rückbildung hervor, die sie wahrscheinlich durch Nichtgebrauch erfahren haben. Zu dieser Annahme wird man weiter geführt, wenn man die Ventralflossen mit der enorm entwickelten Analflosse vergleicht. Als Grundfisch bzw. Schlammfisch kann Saccobranchus der Bauchflossen, die ja lediglich als Balanceorgan beim Schwimmen dienen, leicht entbehren.

Die Analflosse hat ca. 72 weiche Strahlen, beginnt gleich nach dem After und erstreckt sich bis zur Caudalflosse, von der

sie durch eine schwach angedeutete Einbuchtung getrennt ist. Ihre Länge entspricht fast der Länge des Schwanzteiles der Wirbelsäule. Die Höhe der Analflosse erreicht fast die Körperhöhe (Textfig. 1).

Die homocerke Caudalflosse ist abgerundet und hat ca. 20 weiche Strahlen.

Die schwach entwickelte Dorsalflosse steht ungefähr über den Ventralflossen, doch etwas cranialwärts. Nach Cuvier und Valenciennes steht sie dagegen bei S. singio gerade über den Pectoralflossen. Möglicherweise ist den Forschern hier ein Irrtum unterlaufen, oder es handelt sich um einen Druckfehler. Sollte die Angabe jedoch auf Richtigkeit beruhen, so wäre die verschiedene Stellung der Dorsalflosse ein gutes Kriterium, das von Günther übersehen worden ist. Es sind sechs bis acht weiche Strahlen vorhanden, ein Stachel fehlt. Sie gehört dem Bauchteil der Wirbelsäule an.

Eine sonst bei Siluroiden häufig vorkommende Pinna adiposa (Fettflosse) fehlt.

d) Öffnungen (After und Genitalpapille) (Fig. 1).

Zwischen den Ventralflossen und der Analflosse liegt der After. Er erhebt sich auf einer Papille mehr oder weniger über der Körperoberfläche und ist von radiärgestellten Falten umgeben.

Unmittelbar hinter dem After befindet sich die Papilla urogenitalis. Sie stellt einen fleischigen Wulst dar mit einem caudalwärts gerichteten Hals. Die Öffnung ist mit bloßem Auge meist nur schwer zu erkennen. Ein Unterschied der Geschlechter besteht hier nicht.

e) Größe.

Die Größe der Fische (s. Tabelle), die mir zur Verfügung standen, war recht verschieden, etwa 10—17 cm. Noch größere, auch als S. fossilis bezeichnete Tiere konnte ich gelegentlich eines Besuches von Hagenbecks Tierpark in Stellingen beobachten. Nach meiner Schätzung waren sie etwa 20—25 cm lang. Die in der freien Natur lebenden sollen nach Cuvier und Günther allerdings noch bedeutendere Längen erreichen.

f) Färbung.

Die Färbung scheint im Zusammenhang zu stehen mit der Größe bzw. dem Alter. Die großen Exemplare zeigen, wie schon DAY in seinen „Fishes of India“ angibt, eine bleierne, die jüngeren eine rötliche Farbe, die wohl nicht allein durch das Blut bedingt sein dürfte. Doch scheinen Ausnahmen nicht gerade selten zu sein. Manche Exemplare sind auch im ausgewachsenen Zustand hell gefärbt. Diese meist hellbraune Färbung ist wohl nur als Variation aufzufassen. Alle, selbst die heller gefärbten, zeigen auf der Dorsalseite einen dunkleren Ton als auf der Ventralseite. An der medianen Rückenlinie und auf dem Schädeldach ist die Pigmentierung bei der Mehrzahl tief graublau und geht allmählich nach dem Bauch zu in hellere Töne über. Die Nähe des Afters ist oft rein weiß. Auch in der auf Rücken und Bauch verschiedenen Färbung wird man eine Anpassung an das Leben auf dem Grunde erblicken müssen. Wie ich aus eigener Erfahrung weiß, fällt es schon schwer, die während des Tages meist regungslos auf dem Boden sitzenden Tiere sogar in einem großen Aquarium zu entdecken. — An den Seiten ist auch der den Fischen charakteristische Silberglanz zu konstatieren.

g) Haut.

Die Haut ist völlig nackt und so dünn, daß die einzelnen Myotome mit ihren beiden nach hinten einspringenden Winkeln deutlich sichtbar sind. Auch die großen Rumpfvenen sind bei lebenden Tieren in der Schwanzregion schon äußerlich gut erkennbar. Sogar die von den großen Bauchgefäßen abgehenden kleinen Äste zur Versorgung der einzelnen Segmente sind sowohl dorsal als auch ventral oft zu verfolgen. Auf der Dorsalseite des Kopfes ist die Haut so zart, daß die Begrenzungen der Knochen und ihre feinen Strukturen klar durchscheinen. Der bläuliche Schimmer der Haut wird hervorgerufen durch die überaus feine und leicht verletzbare Epidermis. Entfernt man diese, so kommt die gelblichbraune Farbe des Corium zum Vorschein, in dem man dann unschwer die einzelnen Pigmentzellen zu erkennen vermag. Hervorzuheben ist noch die überaus schleimige Beschaffenheit der Haut. Schon an lebenden Tieren kann man den Austritt von Schleimmassen beobachten. Legt man ein frisches Exemplar in Alkohol, so sieht man plötzlich große Mengen von Schleim in Gestalt feiner Fäden austreten; nach einiger Zeit hat dann die Haut ihre schleimige Beschaffenheit zum großen Teil verloren.

h) Biologische Notizen.

Da ich Gelegenheit hatte, längere Zeit Saccobranchen im Aquarium zu beobachten, so seien einige biologische Bemerkungen angeschlossen.

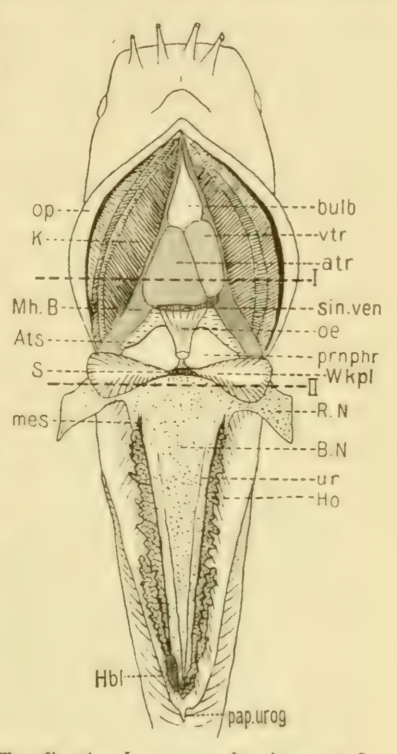
Die Tiere liegen am Tage meist regungslos auf dem Boden und nehmen dann selten Nahrung zu sich. Erst mit dem Eintritt der Dunkelheit werden sie unruhig und stellen als gefräßige Räuber den verschiedensten Tieren nach (Regenwürmern, Kaulquappen, Krustern, kleinen Fischen, Schnecken usw.), doch verschmähen sie auch nicht Aas (vgl. nächsten Abschnitt). Als typische Nachttiere suchen sie am Tage die dunklen Stellen im Aquarium auf. Wird in der Dunkelheit ein Teil des Aquariums künstlich beleuchtet, so meiden sie ihn (s. auch p. 454). Interessant ist, daß die Saccobranchen sich sehr gut akklimatisieren. Ich habe sie einen ganzen Winter über im Keller bei einer Wassertemperatur von 10° C, bisweilen sogar $8\frac{1}{2}$° C gehalten. Die Nahrungsaufnahme war während dieser Zeit gering. Plötzliche Temperaturschwankungen ertragen sie dagegen nicht. Eine im Verlauf eines Tages sich vollziehende Schwankung von etwa 10—15° C kann bereits tödlich wirken. Eine Paarung von Individuen hat nicht stattgefunden.

B. Topographische Beschreibung der inneren Organe.

Zur Orientierung über die zum Teil recht komplizierten Lagebeziehungen der inneren Organe ist es vorteilhaft, zwei topographisch streng geschiedene Partien auseinander zu halten: eine vor dem großen Wirbelkomplex liegende vordere und eine hinter demselben befindliche (Textfig. 4, 5, 6). Beide Teile werden von dem Peritoneum getrennt, das an dieser Stelle auffällig verdickt ist. Die vordere kleine Partie zerfällt ihrerseits wieder in zwei weitere Abteilungen: ventral liegen der Zirkulationsapparat, der Anfangsteil des Oesophagus und die Kopfnieren, dorsal der Kiemenapparat mit den Mündungen der Atemsäcke. Die hintere Partie stellt die eigentliche Leibeshöhle mit dem Verdauungs- und Urogenitalsystem dar. Beide Teile, vordere und hintere Partie, werden verbunden durch den Oesophagus und die V. hepatica, welche das Bauchfell durchbohren (Fig. 2).

Das genauere Verhalten des Peritoneums ist folgendes: Es überzieht, nachdem es die Bauchniere bedeckt hat (Fig. 2 und

Textfig. 4), die Ventralfläche des Wirbelkomplexes, wo es eine merkliche Verdickung erfährt. Am Vorderrande desselben biegt es dann unter den Kopfnieren um und heftet sich, schräg herabsteigend, an den hinteren Rand der vereinigten Interclaviculae bzw. deren Crista (Textfig. 5). Diese transversal den Körper durchsetzende Wand des Peritoneums ist ebenfalls stark verdickt und von sehnigen Bändern durchzogen. Man könnte sie schon aus topographischen Gründen als Analogon zum Zwerchfell der Säuger betrachten. Später soll gezeigt werden, daß auch ihre Rolle bei der Atmungsfunktion für diese Auffassung spricht (s. p. 469).

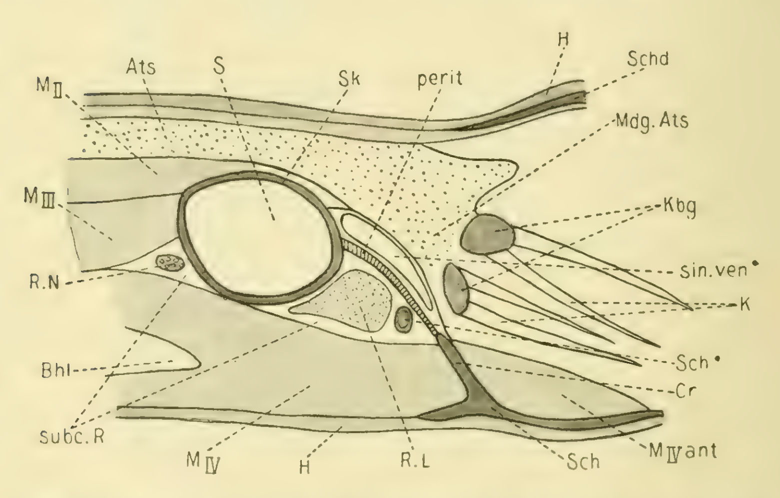


Textfig. 4. Lagerung der inneren Organe nach Fortnahme des Darms und seiner Anhänge. *bulb* Bulbus; *Hbl* Harnblase; *Ho* Hoden; *mes* Mesenterium; *sin. ven* Sinus venosus; *ur* Ureter. Vergr. 2 : 1.

a) Zirkulationsapparat.

Der zur ventralen vorderen Partie gehörende Zirkulationsapparat liegt in einem Raume von der Gestalt einer dreiseitigen Pyramide mit hinterer Basis und vorderer Spitze. Die eine Seitenkante der Pyramide liegt dorsal in der Medianlinie, die anderen beiden entsprechen den in den seitlichen Ecken der Interclaviculae entspringenden beiden Zweigen des M. sterno-hyoideus, die nach vorn konvergieren und so die Cardialhöhle zum Teil lateral begrenzen. Die Spitze der Pyramide fällt etwa mit der Spitze der Claviculae zusammen. Die in der Transversalebene des Körpers gelegene Basis wird gebildet von dem konkaven Rand der Interclaviculae und dem hier aufsteigenden Peritoneum. Die gegen Verletzung vorzüglich geschützte Unterseite der Cardialhöhle (die also der einen Pyramidenfläche entspricht) wird, wie schon hervorgehoben ist, von dem verbreiterten Schultergürtel gebildet. Dorsal liegt dem Cardialraum der Boden der Mundhöhle mit Teilen des Kiemenapparates auf: median die Copulae

der hinteren Kiemenbögen und daran anschließend Teile der Kiemenbögen selbst. Die Höhle ist ausgekleidet von dem zarten Pericard, in dem das Herz frei liegt. Das Herz, das den Raum völlig ausfüllt, hat demnach auch die Gestalt einer dreieckigen Pyramide. Es besteht aus drei Abschnitten (Textfig. 4): Vorn an der Spitze liegt der weiße, muskulöse Bulbus arteriosus, den ich aber nie von so auffälliger Größe vorgefunden habe, wie es Hyrtl für Saccobranchus singio angegeben hat. Er soll nach diesem Autor im gefüllten Zustand das Herz um das Doppelte übertreffen. Der Bulbus liegt dem Ventrikel und der Spitze des Atriums dicht an, ohne von ihnen überdeckt zu werden. Die



Textfig. 5. Sagittalschnitt durch die verlagerten Eingeweideteile; schematisch. *Bhl* Bauchhöhle; *MIV ant* Antagonist zum Ventralmuskel IV; *perit* Peritoneum („Zwerchfell"); *Sch* Schultergürtel; *Sch** Fortsatz des Schultergürtels; *Schd* Schädeldach; *sin. ven** Sinus venosus, angeschnitten. Vergr. 9 : 1.

genau median gelegene Spitze verwächst mit dem Pericard. Nach vorn geht der Bulbus in den Truncus arteriosus über. Eine deutliche Einschnürung trennt den Bulbus von der viel größeren Herzkammer. Der Ventrikel zeigt in ventraler Ansicht die Form eines Sackes, dessen Längsachse schräg nach hinten gerichtet ist. Charakteristisch ist auch hier die starke Muskulatur des Ventrikels im Gegensatz zu der bedeutend schwächeren des Atriums. Dieses hat, von der ventralen Seite gesehen, die Form eines nahezu gleichseitigen Dreiecks; die nach dem Ventrikel liegende Seite ist jedoch stets etwas länger. Die vordere Spitze bleibt hinter der des Ventrikels ein wenig zurück. Das Atrium

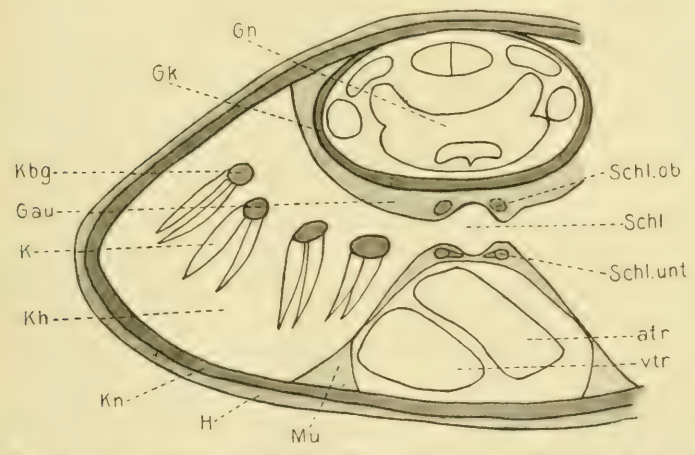
schiebt sich dorsal mit seiner linken Partie über den Ventrikel, ohne ihn aber wesentlich zu bedecken. Am hinteren Ende wird der Vorhof durch das Pericard von dem Sinus venosus getrennt. Der noch zur Cardialhöhle gehörende Sinus venosus liegt zwischen Pericard und der peritonealen Scheidewand und ist weit dorsalwärts gerückt (Textfig. 5).

Die dorsale Partie der vorderen Abteilung, zu der die Mundhöhle mit dem Respirationsapparat zu rechnen ist, soll im Anschluß an den Intestinaltractus behandelt werden.

b) Intestinaltractus.

α) Mundhöhle und Schlund.

Die geräumige Mundhöhle ist flach, vorn schmal, nach hinten zu verbreitert. Das Dach derselben wird in der Hauptsache gebildet von den Pterygoidea, dem Parasphenoid und dem Vomer. Durch das Vorspringen dieser letzten beiden Knochen



Textfig. 6. Querschnitt durch die Kiemenregion (in Textfig. 4 durch die Linie I bezeichnet); schematisch. *Gau* Gaumen; *Gh* Gehirn; *Gk* Gehirnkapsel; *Kh* Kiemenhöhle; *Kn* Knochen; *Mu* Muskulatur; *Schl* Schlund. Vergr. 9 : 1.

in die Mundhöhle wird der Gaumen in zwei seichte Gruben geteilt (Fig. 5 *A*). An der Bildung des Mundhöhlenbodens beteiligen sich der Kiemenapparat und der Zungenbeinbogen. Die Mundhöhle ist ausgekleidet von einer Schleimhaut, die mit zahlreichen kleinen Flecken besät ist. Es sind dies die bei Teleostiern als Becherorgane beschriebenen Sinnesknospen. Die Schleimhaut ist

am Boden der Mundhöhle und auf der Zunge fast farblos oder nur schwach rosa, am Gaumen dagegen ist sie dunkler gefärbt. Sie dringt dorsal vor bis an die oberen Schlundknochen und geht hier über in die Schleimhaut des Oesophagus (Fig. 6). Ventral erstreckt sie sich bis an die unteren Schlundknochen, die eng aneinander treten, so daß der ventrale Teil des Oesophagus sich nur in einem schmalen Streifen mit der Mundschleimhaut berührt (Textfig. 9). Vor den Schlundknochen ist eine Verdickung der Schleimhaut zu verzeichnen, sowohl dorsal als auch ventral. Sie ist in der Hauptsache zurückzuführen auf eine Verstärkung der quergestreiften Muskulatur. Die Schleimhaut legt sich unter Umwandlung ihrer epithelialen Elemente in Falten, die nach dem Schlund konvergieren (Fig. 6). Diese plötzliche Verdickung vor dem Schlund ist als ein Sphinkter aufzufassen. Weiter überzieht die Schleimhaut die den Kiemenblättchen abgewendete Seite der Kiemenbogen; hier erreichen die Sinnesknospen die größten Dimensionen.

Die oberen Schlundknochen (Fig. 6), die den Eingang zum Oesophagus markieren, sind ovale, fast runde Gebilde. Sie wölben sich kuppelförmig in das Innere der Mundhöhle vor, sind aber noch vom Oesophagus umgeben. Die Mundschleimhaut reicht nicht völlig an die oberen Schlundknochen heran; der Oesophagus schiebt sich sogar △-förmig ein Stück frei in die Mundhöhle hinein.

Die unteren Schlundknochen (Textfig. 9), die dem 5. Kiemenbogen aufsitzen, sind an ihrer Basis etwas verbreitert, schließen aber recht eng aneinander im Gegensatz zu den oberen Schlundknochen (vgl. oben).

Abgesehen von den Reusenzähnen, die sowohl ihrer Funktion als auch ihrem Bau nach mit den echten Zähnen nicht zu vergleichen sind, erstreckt sich die Bezahnung auf zwei Felder im Oberkiefer und ein Feld im Unterkiefer. Das vordere Zahnfeld am Oberkiefer (Fig. 5*A*) wird getragen von den beiden Praemaxillaren. Die Zähne bilden äußerlich ein einheitliches Feld, ohne Lücke in der Mitte, wie eigentlich zu erwarten wäre. Die Paarigkeit des „Oberkiefers“ läßt sich allerdings in einer gewissen Anordnung der Zähne erkennen (s. unten). Dagegen zeigt die Bezahnung am Vomer, das zweite Feld, eine große Lücke in der Mitte. Die Bezahnung am unteren Felde, am Dentale (Fig. 5*B*) ist ähnlich der am Praemaxillare. Die Paarigkeit des „Unterkiefers“ tritt hier allerdings schon mehr hervor, indem längs der Symphyse

die Mundschleimhaut als ein heller Streifen vordringt. Zu einer so ausgesprochenen Lücke wie beim Vomer aber kommt es nicht.

Die Anordnung der Zähne am Praemaxillare, Dentale und Vomer ist nicht gesetzmäßig, wenigstens lassen sich Längs- oder Querreihen nicht unterscheiden. Das Zahnfeld am Praemaxillare zeigt nur insofern eine gewisse Gesetzmäßigkeit, als die vorderen Zähne etwas größer sind als die hinteren; letztere stehen außerdem bedeutend dichter zusammen. An der äußerlich nicht sichtbaren Symphyse der beiden Praemaxillaren schieben sich die hinteren Zähne in mehreren unregelmäßigen Reihen bogenförmig etwas vor. Die Zähne der Praemaxillaren sind sämtlich nach hinten gerichtet, setzen also dem Hinausschlüpfen der Beute großen Widerstand entgegen. Einfacher noch liegen die Verhältnisse am Dentale. Die Anzahl der Zähne ist hier etwas größer, in der Größe der Zähne läßt sich aber kaum ein Unterschied feststellen. Auch hier sind sie nach hinten gerichtet. Am geringsten ist die Anzahl am Vomer. Man kann etwa sechs Reihen unterscheiden (am Praemaxillare ca. 10, am Dentale ca. 12—15). Zu einer Differenzierung kommt es auch am Vomer nicht. Die Zähne sind meist nach der Medianlinie gerichtet. Die Form der Zähne ist auf allen drei Knochen kegelförmig. Die größten selbst sind mit bloßem Auge auf dem Kiefer kaum erkennbar.

Die Zähne der Schlundknochen sind ganz ähnlich. Die Größe ist allerdings noch geringer; am geringsten ist sie auf den unteren Schlundknochen, wo sie bei 20facher Vergrößerung nur noch als winzige Punkte erscheinen. Nur wenig größer sind sie an den oberen Schlundknochen. Sie sind auch hier meist nach hinten gerichtet.

Trotz der Kleinheit der Zähne sind die Tiere imstande, verhältnismäßig große Beutestücke zu überwältigen. Aus eigener Erfahrung kann ich mitteilen, daß einmal eine große Limnaea stagnalis, die schon wochenlang mit den Saccobranchen im Aquarium zusammen gelebt hatte, in einer Nacht wegen Nahrungsmangels aufgefressen wurde. Ein andermal wurden von vier Saccobranchen ca. 10 Kaulquappen von 1 cm Körperlänge (ohne Schwanz) in einer Nacht verzehrt. Selbst Fische von einigen Zentimetern Länge und eine 4—5 cm lange Larve von Triton wurden verschlungen. Niemals habe ich beobachten können, daß diese Fische Pflanzennahrung zu sich nehmen. Sie sind typische Fleischfresser. Die Form und Größe der Zähne spricht ja auch für diese Tatsache.

Das Gebiß von S. fossilis ist also homodont. Die kegelförmigen Zähne sind so klein, daß man sie als Samtzähne bezeichnen kann. Die Verteilung ist im allgemeinen unregelmäßig. Hervorzuheben wäre noch, daß sämtliche Zähne so tief in der Schleimhaut liegen, daß nur noch die Spitzen frei herausragen. Hinter dem Unterkiefer und von ihm durch eine halbkreisförmige Vertiefung getrennt, liegt die Zunge (Fig. 5*B*). Sie ist vorn fleischig und dick und verflacht nach hinten zu. Die erwähnte Vertiefung stellt den vordersten Teil des Mundhöhlenbodens dar. Die Schleimhaut zeigt hier aber insofern ein besonderes Verhalten, als sie sich in konzentrische Falten legt. Die Zunge erscheint daher scharf gegen diese abgegrenzt. Außerdem schlägt sich die Schleimhaut am Hinterrande des unteren Zahnfeldes um und springt rückwärts ein Stück frei in die Mundhöhle vor. Sie überdeckt somit einen Teil der vor der Zunge gelegenen Vertiefung. Diese Mandibularfalte, wie ich dies Gebilde nennen möchte, ist es auch, welche sich in das Zahnfeld am Dentale vorschiebt, mit der Unterlippe verwächst und es so in eine rechte und linke Hälfte teilt (Fig. 5*B*). Während die Mandibularfalte jedoch nur als ein mit bloßem Auge schwer sichtbarer schmaler Streifen den Unterkiefer umrahmt, erstreckt sich das analoge Gebilde am Oberkiefer, die Maxillarfalte, als ein stattliches Septum weit in die Mundhöhle hinein. Sie schiebt sich im Gegensatz zur Mandibularfalte aber wenig in das Zahnfeld vor, so daß die Paarigkeit des Oberkiefers nur angedeutet wird (Fig. 5*A*).

Anders findet Böhme [2]) die Verhältnisse bei Clarias melanoderma. Hier teilt nämlich die Maxillarfalte das Zahnfeld am Oberkiefer. Die relativ nahe verwandten Formen Saccobranchus und Clarias zeigen also in bezug auf den Oberkiefer ein durchaus verschiedenes Verhalten. Nach der sehr knapp gehaltenen Beschreibung scheint sogar das Zahnfeld des Unterkiefers ungeteilt zu sein, so daß auch in diesem Falle eine Umkehrung zu verzeichnen wäre. Über die Größe der Falten ist nichts ausgesagt.

Auch Macallum [24]) beschreibt von Amiurus catus das Vorhandensein zweier Falten, von denen die obere die größere ist. Er fügt jedoch hinzu, daß beide fehlen können. Bei Saccobranchus habe ich sie dagegen stets vorgefunden.

Böhme, der diese Gebilde Mandibular- bzw. Maxillarklappen nennt, erwähnt nichts über die Bedeutung derselben. Vielleicht spielen sie bei der Nahrungsaufnahme eine Rolle, indem sie dazu dienen, die Beute rascher in die hintere Mundhöhle zu befördern.

β) Respirationsapparat.

Die osteologischen Verhältnisse am Kiemenapparat übergehe ich hier und verweise auf den betreffenden Absatz bei der Besprechung des Skelettsystems. Es sei nur auf einige Besonderheiten aufmerksam gemacht.

Die Kiemenbögen (Textfig. 9) sind ausgezeichnet durch den Besitz von Reusenzähnen, selbst der rudimentäre 5. Bogen trägt solche. Am besten entwickelt sind sie am ersten und zugleich größten Bogen. Hier erreichen sie im Maximum zwei Drittel der Größe der zu demselben Bogen gehörenden Kiemenblättchen. Die Reusenzähne stellen elastische, hornige Stäbe dar; sie stehen nicht ganz so eng wie die Kiemenblättchen. In ihrer Gesamtheit stellen sie somit ein vorzügliches Filter dar. An der Vorderseite sind sie schräg nach vorn gerichtet. ragen also in die vor ihnen gelegene Kiemenspalte hinein oder überdecken sie sogar. Am 2. Bogen erreichen die Reusenzähne nicht mehr ganz dieselbe Größe. Erheblich kleiner werden sie noch am 3. und 4. Bogen; dagegen treten sie hier außer an der Vorderseite auch an der Hinterseite auf. Die Zähne sind so gestellt, daß immer ein Zahn der einen Reihe in eine Lücke der anderen greift. Besonders schön ist dieser vorzügliche Verschluß zwischen dem 4. Kiemenbogen und den unteren Schlundknochen.

Was nun den Bau der Kiemen selbst und ihre Modifikationen betrifft, so hat schon RAUTHER [31]) in seiner bereits erwähnten Arbeit kurz darauf hingewiesen: „Es finden sich am oberen Gelenkstück der Kiemen ganz ähnliche fächerförmig verbundene Gruppen von Kiemenblättchen (gemeint ist Clarias), am stattlichsten ausgebildet an den Bogen 1—3, in etwas reduzierter Form aber auch am 4. Bogen. Zwischen 2 und 3 liegt auch hier wieder der Eingang in den akzessorischen Atemsack. Die Stellung der Fächer läßt sie in der Tat sehr geeignet erscheinen, Luft aus der dritten Kiemenspalte direkt in den Atemsack zu leiten. Ich bemerke, um auf diese Gebilde nicht wieder zurückkommen zu müssen, sogleich hier, daß sie an der dem Luftsacklumen zugekehrten Seite wie bei Clarias den freien Kiemenblättchen entsprechend vaskularisiert sind (gegen HYRTL, der ihnen das ‹respiratorische Gefäßnetz› abspricht).“ Zur Erläuterung möchte ich nur noch hinzufügen, daß von den Epibranchialien an die in zwei Reihen an einem Kiemenbogen angeordneten Kiemenblättchen an der einen Seite zu den erwähnten Fächern verschmelzen. Bei den Bogen 1 und 2 sind es die Blättchen der hinteren Reihe, bei 3 und

4 die der vorderen. Die Verhältnisse liegen hier ganz analog denen, wie sie RAUTHER (s. Clarias und Saccobranchus) für Clarias magur festgestellt hat. Ich möchte an dieser Stelle noch bemerken, daß hinsichtlich des Baues des Kiemenapparates Saccobranchus auffallende Übereinstimmungen mit Clarias zeigt [vgl. BÖHME [2])].

Für den Atmungsapparat bei den Saccobranchen sind charakteristisch die paarigen Atemsäcke, die sich von den fächerförmigen Kiemenblättchen bis weit in den Schwanzteil erstrecken, die Ausdehnung der Bauchhöhle also übertreffen. Die Länge der Säcke beträgt etwa zwei Drittel der Körperlänge. Da dieses Atmungsorgan schon eingehend bearbeitet worden ist und ich nichts Wesentliches in bezug auf Anatomie und Histologie hinzuzufügen habe, so übergehe ich diesen Punkt. Der Vollständigkeit halber aber will ich wenigstens kurz das Wichtigste hervorheben, da ich später in anderem Zusammenhange auf diese Gebilde zurückkommen werde.

Die Atemsäcke sind zuerst von CUVIER und VALENCIENNES für Saccobr. singio beschrieben worden. HYRTL sagt über ihre Lagerung folgendes: sie „dringen über den Querfortsätzen des ersten Wirbels unter die Muskulatur des Rückens ein, grenzen nach unten an die Querfortsätze der Wirbel, nach innen an die Dornfortsätze, nach oben und außen aber werden sie durch die über sie wegsetzenden Intersectiones tendineae der Rückenmuskeln umgriffen, ohne mit ihnen zusammenzuhängen“. — Was Histologie und vergleichend-anatomische Verhältnisse anlangt, so verweise ich auf die Arbeit von RAUTHER.

Wenn nun auch die anatomischen und histologischen Untersuchungen über diesen Gegenstand als abgeschlossen betrachtet werden können, so sehe ich mich in der Literatur doch vergeblich um nach einem Versuch, den akzessorischen Atmungsmechanismus zu erklären. Auch RAUTHER umgeht diese Frage, die den Rahmen seiner Untersuchung überschreiten würde. Im übrigen ist die Literatur über die Atmung der das Süßwasser bewohnenden Siluroiden recht umfangreich, ich führe nur F. DAY an. Er stellte es sich besonders zur Aufgabe, die Bedingungen experimentell festzustellen, unter welchen Siluroiden (auch Cyprinoiden und andere Familien) nur mit normalen Atmungswerkzeugen, also mit Kiemen, ihren Sauerstoffbedarf zu decken vermögen und wann sie dagegen „akzessorische Atmungsorgane“ in Anspruch nehmen. Die Untersuchungen haben gezeigt, daß es eine Reihe von Fischen

gibt (Siluroiden, Characiniden usw.), die unter normalen Verhältnissen den Sauerstoff nicht dem Wasser allein entziehen, sondern von Zeit zu Zeit (es schwankt dies zwischen einigen Minuten und mehreren Stunden) gezwungen sind, auch noch atmosphärischen Sauerstoff einzunehmen. Wird der Zutritt zur Luft künstlich verhindert, so gehen die betreffenden Fische an Erstickung zugrunde. Auch Saccobranchus gehört zu ihnen. DOBSON[9]) hat in dieser Richtung Untersuchungen angestellt und gefunden, daß Saccobranchus singio bei Ausschluß von atmosphärischem Sauerstoff nach ca. 2—3 Stunden eingeht. Andererseits vermag er, wenn er feucht gehalten wird, längere Zeit (einige Tage) außerhalb des Wassers vermöge seiner Luftsäcke zu leben. Mit diesen Untersuchungen ist aber der physiologische Vorgang bei der Atmung erst nach einer Richtung hin klargestellt; es fehlt eben noch der ganze Atmungsmechanismus der akzessorischen Organe. Das Studium dieses neuen Gesichtspunktes setzt allerdings die Kenntnis der übrigen Organisation zum Teil voraus. Man gestatte mir aber, unter Bezugnahme auf spätere Ausführungen einige Tatsachen vorwegzunehmen und auf die angeschnittene Frage einzugehen.

Die schon von CUVIER und VALENCIENNES vertretene Ansicht, daß nicht Wasser, sondern Luft in den Sack eintritt, wird durch die Beobachtung leicht bestätigt. Das Organ kann ja gerade auf dem Lande als „Lunge" funktionieren. Die Frage ist nun: 1. Wie gelangt die Luft in den Atemsack? 2. Wie wird sie ausgestoßen?

1. Wie gleich ausgeführt werden soll, besitzt Saccobranchus in dem schräg aufsteigenden Peritoneum (Fig. 2, Textfig. 5) ein dem Diaphragma der Säuger analoges Organ, welches wir kurz als „Zwerchfell" bezeichnen wollen. Dieses Zwerchfell setzt sich ventral an den Hinterrand des Schultergürtels, dorsal an den großen Wirbelkomplex (Textfig. 5). Am Schultergürtel und dessen vertikaler Crista (Textfig. 5), zum Teil auch am Zwerchfell entspringt der große Ventralmuskel. Wird dieser kontrahiert, so wird das elastische Zwerchfell zurückgezogen. Es wirkt also wie der Kolben einer Saugpumpe. In der vor dem Zwerchfell gelegenen Rachenhöhle entsteht ein Vakuum. Die Folge ist ein Einströmen der Luft, die nun auch in die Atemsäcke eintreten kann. Bei der Kontraktion des Ventralmuskels unter Wasser verhindern natürlich die fächerförmigen Enden der Kiemenbögen ein Eindringen des Wassers in den Atemsack.

2. Die Frage nach dem Ausstoßen der Luft findet leicht ihre Beantwortung, wenn man sich die Wirkungsweise der Eigenmuskulatur der Atemsäcke klar macht.

Dazu noch ein paar Worte. HYRTL spricht in dem letzten Satz über die Muskulatur des Atemsackes: „ohne mit ihnen (den Rückenmuskeln) zusammenzuhängen" aus, daß dieses Organ eine Eigenmuskulatur besitzt. Durch Unterhautbindegewebe ist sie von der übrigen Rückenmuskulatur getrennt. RAUTHER findet weiter „zwei Lagen von nahezu unter rechtem Winkel gekreuzte, aber schräg gegen die Längsrichtung des Sackes gerichtete Fasern". Beide Lagen sind quergestreifte Längsmuskeln. Hinzufügen möchte ich noch, daß am Totalpräparat des Atemsackes die zur Längsachse desselben schief verlaufenden und sich auch fast rechtwinkelig kreuzenden Elemente der sehnigen Wandung (einer innerhalb der Muscularis im Bindegewebe gelegenen Schicht) sichtbar sind. In dieser Region findet sich auch Pigment.

Nach dieser Abschweifung zurück zu unserer Frage. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die doppelte Muscularis nur den Zweck hat, die Wandung des Atemsackes zusammenzudrücken. Ein der Längsachse desselben paralleler Verlauf der Fasern wäre unzweckmäßig; daher die Schrägstellung. Bei einer einzigen Schicht schief angreifender Muskeln wäre die Wirkung auf die Wandung eine einseitige. Diese Ungleichheit wird aufgehoben durch die beiden unter rechtem Winkel angreifenden Komponenten. Die beiden Längsmuskeln wirken also wie ein Ringmuskel. Die Folge einer Kontraktion ist daher ein Druck auf die Wandung und ein Ausstoßen der Luft. Nach meinen Beobachtungen geschieht die Abgabe der verbrauchten Luft sowohl beim Aufsteigen an die Oberfläche, wenn die Tiere frischen Sauerstoff aufnehmen wollen, als auch von Zeit zu Zeit auf dem Grunde oder bei der Ausführung heftiger Bewegungen. Im letzten Falle bringen sie oft quiekende Töne hervor.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich auf die Arbeit von BÖHME[2]) hinweisen. Er ist, soweit mir bekannt ist, der einzige, der für den Atmungsmechanismus an den baumförmigen akzessorischen Atmungsorganen von Clarias eine Erklärung gibt. Auch er sieht in dem Peritoneum ein Analogon zum Zwerchfell. Er nimmt ebenfalls an, daß durch die Kontraktion des großen Ventralmuskels die Luft aufgenommen wird. In bezug auf die Luftabgabe bestehen allerdings zwischen Clarias und Saccobranchus große Verschiedenheiten, die durch den völlig abweichenden Bau

der akzessorischen Organe bedingt sind. Dort ist es der am Vorderrande der Crista inserierende Antagonist des großen Ventralmuskels und das Zwerchfell selbst, die durch Kontraktion die Luft aus dem baumförmigen Organ pressen. Bei Saccobranchus ist dem eben genannten Muskel irgendeine Funktion bei der akzessorischen Atmung nicht zuzuschreiben. Hier spielt er lediglich die Rolle des Antagonisten zum Ventralmuskel IV (Textfig. 5).

γ) **Darm und Anhangsorgane.**

Die Verbindung zwischen der vorderen und hinteren Organpartie wird hergestellt durch den Oesophagus, der mit der großen Lebervene die starke Scheidewand des Peritoneums durchbohrt (Fig. 2). Der Oesophagus führt von den Schlundzähnen in medianer Richtung nach dem scharf abgesetzten Magen, den er etwas unterhalb seiner Mitte auf der Dorsalseite trifft. Der Oesophagus stellt ein Rohr von mäßiger und wechselnder Weite dar, an dem schon äußerlich die gut entwickelte Muskulatur auffällt. Durch das Peritoneum wird er in zwei räumlich scharf geschiedene Abschnitte gegliedert: einen vorderen, unter dem sich das Zirkulationssystem befindet, und einen hinteren, der in der eigentlichen Leibeshöhle (Bauchhöhle) gelegen ist. Am Ende des letzteren mündet der Ductus pneumaticus.

Der Magen (Fig. 1 und 3) ist sackförmig; die größere Längsachse fällt mit der Körperachse zusammen. Er ist von auffallender Größe und erinnert in seiner Gestalt an den Säugetiermagen, insofern sich auch hier große und kleine Kurvatur unterscheiden lassen. In dorsoventraler Richtung ist der Magen abgeflacht. An der linken Seite seines hinteren Abschnittes steigt auf der Ventralseite der äußerst muskulöse Pylorus auf. Schon mit bloßem Auge ist an der Muskulatur des Magens und Pylorus eine feine Längsfaltenbildung auf der Oberfläche zu erkennen (Fig. 3). Eine Einschnürung bezeichnet das Ende des Pylorus. Appendices pyloricae fehlen. Der sich dem Pylorus anschließende erste Teil des Mitteldarms (Duodenum) besitzt eine größere Weite, hat aber eine viel schwächere Wandung, wie sich unschwer durch Befühlen feststellen läßt. Schneidet man den Darm an dieser Stelle auf, so erblickt man die Öffnung des Pylorus nur als kleines Loch inmitten einer mächtigen Ringmuskelmasse. Diese Verhältnisse finden sich auch bei Clarias und scheinen auch anderen Siluroiden eigentümlich zu sein. Ob die auffallende

Weite des Duodenum mit den hier fehlenden Appendices pyloricae zusammenhängt, ist nicht ausgeschlossen. Vielleicht stellt das erweiterte Duodenum einen Ersatz für die Pylorusanhänge dar. Es sei aber gleich hier bemerkt, daß dieser Teil sich histologisch nicht von dem übrigen Duodenum unterscheidet. Das Duodenum (Fig. 3) beschreibt unter dem Magen einen halbkreisförmigen Bogen, der an der Mitte der Leberlappen seinen Kulminationspunkt erreicht, und steigt an der rechten Seite des Magens als ein verhältnismäßig weites Rohr herab. Meist umgreift es noch die blindsackförmige Fundusparti desselben. Etwa in der Medianlinie erfolgt der erste scharfe Knick nach Verlassen des Magens. Der Darmkanal, der jetzt an Weite abgenommen hat, macht nun eine wechselnde Anzahl von Windungen und nimmt dabei eine dorsale Lagerung ein (Fig. 1 und 3). Nach diesen verschiedenen Windungen rückt er cranialwärts weit vor, bis in die Höhe des Pylorus, um zuletzt, im scharfen Knick umbiegend, in gerader Richtung bis zum After zu verlaufen. Dieses letzte Stück werde ich als Enddarm bezeichnen. An dem Übergang vom Mittel- zum Enddarm befindet sich eine Klappe. Der Enddarm sinkt in seinem Verlauf von der dorsalen Lagerung herab und schiebt sich dabei zwischen die beiden Gonaden. Bei der Präparation von der Bauchseite ist daher bei geschlechtsreifen ♀ nur der letzte Teil des Enddarms sichtbar, weil der dorsal gelegene vordere von den Ovarien verdeckt wird. Im Gegensatz zu den übrigen Darmabschnitten, bei denen die Weite wechseln kann, ist der Enddarm immer nur sehr eng.

Eine Pigmentierung der Darmwandung ist nirgends zu verzeichnen.

In bezug auf die Verteilung von Fett ist noch folgendes hervorzuheben: Abgesehen von lokal wechselnden Mengen von Fett zwischen den Darmschlingen und in den Falten des Mesenteriums findet sich konstant eine große Anhäufung von Fett am Duodenum. Es zieht hier (Fig. 3), etwa am Pylorus seinen Anfang nehmend, an der inneren Seite des Mitteldarms als ein im frischen Zustande hellbrauner Streifen herab und verliert sich zwischen den Darmschlingen. Ein anderes Gebilde, das man auf den ersten Blick auch für eine Fettmasse halten könnte, liegt (ob stets?) in der Einschnürung am Ende des Pylorus und legt sich in Gestalt eines dreieckigen Zipfels auf die ventrale Seite des Magens. Dieser Zipfel zeichnet sich im Gegensatz zu den hellen Fettmassen durch eine rötliche Färbung aus. Über die

Bedeutung desselben vermag ich nur Vermutungen auszusprechen. Wahrscheinlich handelt es sich um einen Parasiten. BÖHME zeichnet an derselben Stelle ein ganz ähnliches Gebilde, ohne sich aber darüber zu äußern.

Im allgemeinen läßt sich sagen, daß, abgesehen von dem weiten auf den Pylorus folgenden Teil und dem engen Enddarm, die übrigen Abschnitte den größten Schwankungen unterworfen sind. So kann der Verlauf des Darmes ein sehr einfacher sein, wenn die Ausbildung der Darmschlingen fast völlig unterbleibt (Fig. 1). Andererseits kann die Zahl der Windungen außerordentlich zunehmen, so daß in dem dann entstehenden Knäul der Verlauf nur schwer festzustellen ist. Damit im Zusammenhang steht die überaus wechselnde Länge des Darmtractus, die im Mittel etwa zwei Drittel der Körperlänge beträgt. Konstant ist der halbkreisförmige Bogen und der letzte scharfe Knick mit dem anschließenden Enddarm. BÖHME erwähnt bei Clarias nichts von einem charakteristischen Knick, wie er denn überhaupt keine Darmabschnitte unterscheiden kann, auch keine Trennung von Mittel- und Enddarm. Eine hinreichende Erklärung für den überaus starken Wechsel in der Länge des Darmtractus vermag ich nicht anzugeben. Die Länge des Darmes hängt wohl nicht allein ab von dem Wechsel der Jahreszeiten und damit im Zusammenhang mit der schwankenden Nahrungsaufnahme, vielmehr scheinen auch große individuelle Unterschiede nicht selten zu sein.

Die rotbraune Leber (Fig. 1 u. 3) liegt der Querscheidewand des Peritoneum einerseits und dem Anfangsteil des Duodenum und dem Magen andererseits eng an. Die letzteren liegen in einer nischenförmigen Vertiefung der Leber. Auch das hinter dem Peritoneum liegende Stück des Oesophagus wird zum größten Teil von ihr umgriffen. In der Medianlinie verläuft auf der Ventralseite der Leber eine tiefe Furche; dadurch zerfällt sie in einen rechten und linken Lappen. Der linke ist stets stärker entwickelt als der rechte; ersterer springt mit einem Zipfel weit caudalwärts vor und umfaßt bei jungen kleinen Tieren den größten Teil des Magens. Dagegen streckt der rechte Lappen den entsprechenden Zipfel mehr nach der dorsal gelegenen Niere. Sind die Ovarien stark entwickelt, so kann der linke Zipfel aus seiner normalen Lagerung gedrängt werden und sich dann quer über die Ventralfläche des Magens legen. Es sei hier vorausgeschickt, daß links und rechts sich ein Teil der Leber als „Hepar succen-

turiatum“ (Hyrtl) unter die Haut begibt (s. Verlagerung von Eingeweideteilen).

Bemerkenswert ist, daß die Leber junger Tiere relativ größer ist als die der älteren geschlechtsreifen. Dies gilt namentlich für den linken Lappen. In einem Falle konnte ich bei einem kleinen, noch nicht geschlechtsreifen Exemplar feststellen, daß der linke Lappen sich in stattlicher Breite zwischen Magen und Mitteldarm einschob und somit auch absolut den größten Lappen darstellte, den ich jemals bei Saccobranchus fossilis beobachtet habe. Die Tendenz der Leber junger Tiere, kleinere Lappen zu bilden und sie zwischen die Darmschlingen zu schieben, wie es Böhme für Clarias melanoderma beschreibt, habe ich für Saccobranchus nicht feststellen können.

Die Gallenblase (Fig. 1 u. 3) ist der Dorsalfläche des kleineren rechten Leberlappens aufgelagert. Sie erreicht eine stattliche Größe und hat die Gestalt einer Birne. Sie liegt zwischen der seitlichen Bauchwand und dem Duodenum. In ihren oberen nach links gerichteten Teil münden die Gallengänge der eigentlichen Bauchleber mit den verhältnismäßig sehr starken Gängen der Rückenlebern. Der sich an den Hals der Blase anschließende kurze Ductus choledochus erreicht gleich hinter dem Pylorus die Vorderfläche des Mitteldarmes an dessen Kulminationspunkt. Böhme gibt dagegen an, daß die Sekrete der Leber bei Clarias teils in den Anfangsdarm, teils in den Magen münden. Es erscheint mir dies zum mindesten zweifelhaft, zumal dieser Autor die Schwimmblase nicht erkannt hat (s. unten). Jedenfalls hat er den Ductus pneumaticus für den Ductus choledochus gehalten.

Soweit ich die Literatur übersehe, ist das Vorhandensein eines Pankreas für Saccobranchus bis jetzt noch nicht festgestellt, auch nicht bei Oppel[28]). Dieses Organ hat sich auch bei vielen anderen Teleostiern den Blicken der Forscher deshalb entzogen, weil es oft nicht als einheitliches Gebilde, sondern diffus auftritt. Da es sich bei der makroskopischen Untersuchung bei Saccobranchus kaum oder gar nicht von den Nachbarorganen unterscheiden läßt, so sei hier kurz der topographische Befund aus Schnittserien angeführt. Das Pankreas und der Ductus pancreaticus liegen zum Teil in der Lebermasse selbst. Ersteres begleitet den Ductus choledochus und einige größere Blutgefäße und umgibt sie scheidenartig. Hyrtl, der das Pankreas als solches übersieht, gibt daher an, daß er den Ductus choledochus schlauchförmig erweitert vorfinde, etwa die Hälfte des Durchmessers der

Gallenblasse messend. Die Hauptmasse des Ductus pancreaticus verläuft mit dem Ductus choledochus und mündet mit diesem an der schon bezeichneten Stelle in den Anfangsteil des Duodenum. Böhme spricht, höchstwahrscheinlich mit Unrecht, Clarias ein Pankreas ab (Böhme[2]), p. 29—30).

Schwimmblase.

Die Schwimmblase von Saccobranchus fossilis ist in mehrfacher Beziehung interessant. Zunächst ist bemerkenswert, daß sie eine starke Reduktion erfahren hat. Sie hat nur noch die Gestalt einer Hantel: zwei keulenförmige Gebilde, die durch einen kurzen transversal laufenden Gang verbunden sind. Die Gestalt ist also ähnlich wie bei Clarias und Callichthys, der mediane Teil ist jedoch ganz geschwunden. Die lateralen Enden der Schwimmblase haben weiterhin die eigentliche Bauchhöhle verlassen und liegen in dem großen Wirbelkomplex (Textfig. 4 und 7). Sie gelangt auf diese Weise unmittelbar unter die Haut (Fig. 4), unter der nur eine fettartige Masse und Bindegewebe lagert. Dies dient offenbar als Polster. Ist sie daher an den lateralen Endflächen leicht zusammendrückbar und einer gewissen Gefahr der Verletzung ausgesetzt, so ist sie im übrigen vollkommen in einer knöchernen Kapsel eingeschlossen. Dorsal wird sie noch vom Fortsatz des Posttemporale gut geschützt. Hervorzuheben wäre noch, daß der hintere Teil der Schwimmblase mit der Wand der Kapsel verwächst, während der vordere Rand frei bleibt. Sie läßt sich zwar ohne Mühe herauspräparieren, doch lassen sich kleine Verletzungen an der Hinterwand kaum vermeiden. Die recht beträchtliche Dicke der Wandung verhindert sogar ein Zusammenfallen der Schwimmblase beim Präparieren. Der Ductus pneumaticus mündet dorsal in den Oesophagus.

Die merkwürdige Verlagerung der Schwimmblase ist vollkommen übersehen worden. So findet der eingangs zitierte englische Arzt Wyllie[41]) bei Silurus singio (Hamilton), nach Günther ein Synonym für Saccobranchus fossilis, keine Schwimmblase. Wyllie läßt sie nicht etwa unerwähnt, sondern betont ausdrücklich ihr Fehlen. Jedenfalls hat er sie nur in der Bauchhöhle gesucht und hier nicht gefunden. Interessant ist, daß Böhme bei der Untersuchung des Intestinaltractus von Clarias in den seitlichen Fortsätzen der ersten Wirbel auf gurkenförmige Organe stößt, über deren Bedeutung er im Unklaren bleibt. Die Arbeit von Weber[39]) gibt natürlich Aufschluß darüber. Das

Vorkommen der Schwimmblase für S. singio wird dagegen verzeichnet von Cuvier und Valenciennes, die anormale Lagerung unter der Haut wird aber noch nicht hervorgehoben. Hyrtl beschäftigt sich in seiner Arbeit überhaupt nicht mit der Schwimmblase. Im Zusammenhang mit den analogen Verhältnissen an der Leber und Niere werde ich später auf die Schwimmblase zurückkommen.

c) Milz und Urogenitalsystem.

α) Milz.

Dorsal vom Magen, an seiner linken Seite (nicht, wie Hyrtl für S. singio wahrscheinlich irrtümlich angibt, auf der rechten), liegt die Milz (Fig. 1). Sie ist mit dem Magen bzw. dem Oesophagus durch Mesenterien verbunden. Hyrtl beschreibt die Milz als „unansehnliches bohnenförmiges" Organ. Wenn auch die Gestalt eine wechselnde ist, so kann ich in keinem Falle diesen Befund für S. fossilis bestätigen. Die Milz stellt vielmehr ein scheibenförmiges Gebilde von dunkelroter bis brauner Farbe dar. An ihrer dorsalen Seite ist sie stets flach, die ventrale verliert dagegen durch das Austreten starker Blutgefäße diese ebene Beschaffenheit. Außerdem liegt hier eine wichtige Ansatzstelle des Mesenteriums, das von dieser Fläche als starkes Band nach dem oberen scharfen Knick des Enddarms zieht. Es sei noch bemerkt, daß der linke hintere Rand stets mehr oder weniger umgeschlagen ist. Die Milz erscheint daher oft bei flüchtiger Betrachtung von der Bauchseite als die unmittelbare Verlängerung des linken Leberlappens.

β) Urogenitalsystem.

Eine Beziehung zwischen Niere und Geschlechtsapparat besteht bei Saccobranchus nur insofern, als eine Papilla urogenitalis vorhanden ist.

1. Niere.

Die Niere besteht aus zwei räumlich scharf voneinander geschiedenen Teilen: Pro- und Mesonephros. Das Pronephros (Textfig. 4) oder die Kopfniere liegt an der Schädelbasis vor dem Wirbelkomplex, dem es sich mit seiner größeren Fläche eng anlehnt. Es füllt im übrigen den zwischen diesen beiden Skeletteilen gelegenen rechtwinkeligen Raum als ein kleines unregel-

mäßig gelapptes Gebilde aus. Das Mesonephros (Textfig. 4) beginnt hinter dem Wirbelkomplex und reicht bis zum Ende der Leibeshöhle. Es stellt ein flächenhaftes Gebilde dar, vorn dick und breit, nach hinten zu verjüngt und schmäler. Das Ganze hat die Gestalt eines langen gleichschenkligen Dreieckes. Während das Pronephros eine gleichmäßig helle Farbe aufweist, zeigt das Mesonephros eine dunklere Tönung; auch wird letzteres von kleinen dunkelgelben Flecken durchsetzt. Die Bauchniere zerfällt in zwei Lappen, die aber nur unvollkommen getrennt sind, so daß kleine Fenster zwischen beiden übrig bleiben. Dorsal schmiegt sie sich immer der Wirbelsäule an, indem sie jede Vertiefung ausfüllt; ventral ist sie dagegen glatt. An den vorderen Ecken entspringt mit einem kurzen Stiel je ein kleineres Stück, das sich unter die Haut begibt (s. Verlagerung von Eingeweideteilen). Die Ureteren treten an der Oberfläche des ersten Viertels oder Drittels der Niere als feine weiße Kanäle frei auf. Sie vereinigen sich am Ende der Niere und münden gemeinsam in die dorsale Wand der Harnblase. Die zwischen Bauchwand und rechtem Ovar bzw. Hoden gelegene längliche Harnblase zeigt in gefülltem Zustande die Gestalt eines Sackes mit glatter Oberfläche, sonst dagegen eine mehr traubige Form. Die an die Harnblase schließende kurze Harnröhre mündet auf der Urogenitalpapille mit feiner Öffnung.

2. Genitalapparat.

Die paarigen Ovarien (Fig. 1) sind meist spindelförmige Körper, die nach hinten zu konvergieren. Die Größe und Form variiert natürlich außerordentlich während der Jahreszeiten. Zur Zeit der Geschlechtsreife nehmen sie an Volumen bedeutend zu. Die Bauchhöhle scheint dann fast nur vom Ovar erfüllt zu sein; die übrigen Eingeweide, wie Darm und Leber, werden mehr oder weniger cranialwärts zusammengedrängt. Die Ovarien beginnen etwa in der Höhe des Magens und sind durch zarte Bänder an der Aponeurose der Niere aufgehängt. Vorn verwächst dies Mesoarium auf beiden Seiten mit dem die Ventralfläche der Milz bekleidenden Mesenterium. Die Ovarien lehnen sich im übrigen der lateralen bzw. ventralen Bauchwand an. Zwischen ihnen liegen der Enddarm und die großen Bauchgefäße. Getrennt sind beide Ovarien durch das vertikale Mesenterium des Enddarms, das sich mit dem Peritoneum der Bauchwand vereinigt. Dieser wird, von der Bauchseite betrachtet, kurz vor dem After zwischen den Ovarien sichtbar. Ihre als Eileiter funktionierenden sack-

förmigen Verlängerungen münden an der Basis der Papilla urogenitalis dorsal in die Harnröhre.

Die Hoden (Textfig. 4) zeigen ganz ähnliche Verhältnisse wie die Ovarien, sind aber niemals so voluminös wie diese. Erstere erreichen, so weit ich beobachtet habe, im Maximum etwa die Größe der indifferenten Ovarien. Die weniger kompakt als flächenhaften ♂ Geschlechtsorgane erstrecken sich wie die ♀ von der Milz bis zum Ende der Bauchhöhle. Im Gegensatz zu den Ovarien sind die Hoden nur durch ein verhältnismäßig starkes Band an die Aponeurose der Niere geheftet. In der Gestaltung weichen letztere allerdings erheblich von den Eierstöcken ab. Die Hoden zeigen niemals die runde Form der Ovarien, sondern mehr die Tendenz zur Lappenbildung. Am Innenrande sind sie noch ziemlich gleichförmig gegen die Niere abgesetzt, dagegen weisen sie auf der freien Außenseite zahlreiche Ausbuchtungen auf. Die Oberfläche ist auch nicht wie bei den Ovarien glatt; sie zeigt vielmehr ähnliche Vertiefungen wie die Harnblase. Bemerkenswert ist ferner, daß die Hoden aus mehreren blindsackähnlichen Ausstülpungen bestehen, von denen einer bedeutend überwiegt und den Hauptteil des Organs darstellt.

d) Verlagerung von Eingeweideteilen.

Im Anschluß an die topographische Beschreibung der inneren Organe will ich noch der interessanten Verlagerung gewisser Eingeweideteile gedenken, auf die schon mehrfach hingewiesen worden ist. Zuvor aber möchte ich noch einige Bemerkungen über die Rumpfmuskulatur vorausschicken.

α) **Rumpfmuskulatur.**

Man kann bei Saccobranchus fossilis die Rumpfmuskeln in verschiedene Gruppen zerlegen, die mehr oder weniger scharf von einander zu trennen sind. Ich werde dies in der Weise ausführen, wie es Mr. Murrich für Amiurus catus angegeben hat. Zur Vereinfachung will ich die Muskeln mit Ziffern belegen, weil für unsere Untersuchung von den fünf von Murrich unterschiedenen Muskeln eigentlich nur zwei in Betracht kommen.

Die Hauptsache der Rumpfmuskulatur wird gebildet von dem großen Seitenrumpfmuskel (Fig. 4). Dieser ist jederseits wieder in zwei große Muskeln zu zergliedern, die an der Seitenlinie zusammenstoßen. Den oberen bezeichne ich mit M_{II}, den unteren mit M_{III}. M_{II} nimmt seinen Ursprung am Hinterhaupt

in der großen Nische, welche die Mündung der Atemsäcke bezeichnet. Der Muskel inseriert am Supraoccipitale, Pteroticum und Posttemporale. Im vorderen Teile bis zur Dorsalflosse stoßen die paarigen Muskeln zusammen und überdecken die oberen und äußeren Wände der Atemsäcke. Im Gegensatz zu Amiurus catus ist auch hier noch eine deutliche Trennung in Myomeren zu verzeichnen. Die Myomeren dieses Muskels bilden nach hinten einspringende Winkel. Hinter der Dorsalflosse werden die Muskeln durch einen hier inserierenden paarigen Muskel getrennt, der bis zur Caudalflosse verläuft. Dieser von OWEN als M. supracarinalis (M_I) bezeichnete Muskel scheidet für unsere Betrachtung aus. Es sei aber an dieser Stelle nicht unerwähnt gelassen, daß er in der Medianlinie eine Rinne bildet, die man bei lebenden Tieren meist nur schwach angedeutet findet. Durch Einschrumpfung der Muskelmassen in Alkohol wird sie an konserviertem Material sehr gut sichtbar.

Von großer Wichtigkeit ist für unsere Betrachtung der unterhalb der Seitenlinie gelegene Teil des Seitenrumpfmuskels M_{III}. Er ist etwa von derselben Größe wie M_{II}. Vorn, in der Region des gleich zu besprechenden Ventralmuskels M_{IV}, ist er dagegen verjüngt und wendet sich aus seinem sonst horizontalen Verlauf dorsalwärts, indem er sich an die hintere Fläche des großen Wirbelkomplexes und seiner Fortsätze heftet. Er zeigt wie M_{II} nach hinten einspringende Winkel, in der vorderen Partie weniger sichtbar als in der hinteren.

Von wesentlicher Bedeutung ist ferner das Verhalten des großen Ventralmuskels M_{IV}. Er inseriert am Schultergürtel und dem schräg aufsteigenden Peritoneum, verläuft somit schräg nach unten. Die Hauptmasse heftet sich teils an den konkaven Hinterrand der Interclavicula, teils an die vertikale Crista und andere kleine Fortsätze und Leisten des Schultergürtels. Dieser letzte Umstand verdient besondere Beachtung. BÖHME gibt nämlich für Clarias an, daß ein beträchtlicher Teil des Muskels am Zwerchfell inseriert. Bei Saccobranchus spielt jedenfalls das Peritoneum als Insertion nur eine untergeordnete Rolle. Der Muskel ist vorn sehr breit, verschmälert sich aber beträchtlich in der Richtung nach dem Beckengürtel, zu dem er in Beziehung tritt. Wichtig ist ferner, daß er in seiner hinteren, verschmälerten Partie mit M_{III} zusammentrifft, so daß beide als ein System zu betrachten sind. M_{II} und M_{III} dienen besonders zur Vorwärtsbewegung des Körpers. Dabei werden sie unterstützt von M_{IV}. Die Haupt-

funktion des letzteren besteht jedoch in der Retraktion des Pectoralgürtels.

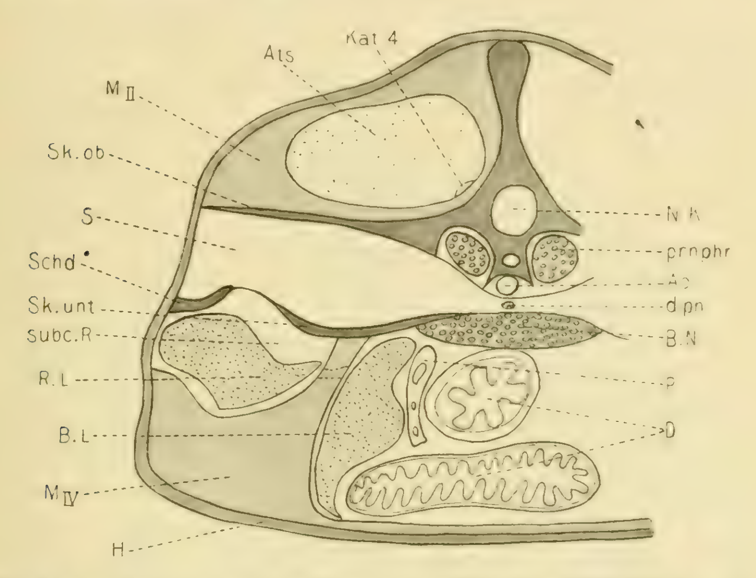
Als letzter großer Rumpfmuskel wäre noch der Musculus infracarinalis (M_V) zu nennen, der durch die Analflosse paarig wird. Für unsere Betrachtung spielt er keine Rolle. Er funktioniert als Retractor ischii.

β) Verlagerung von Leber, Niere und Schwimmblase.

In dem Winkel nun, der durch das Divergieren von M_{III} und M_{IV} entsteht, liegen die erwähnten subcutanen Lappen der Leber und Niere; außerdem die Schwimmblasenkapsel, über die M_{II} hinweggeht (Fig. 4 und Textfig. 5). Die Nebenhöhle mit den isolierten Leber- und Nierenstücken, die streng genommen wieder aus zwei durch Bindegewebe getrennten kleineren Höhlen besteht, stellt somit einen pyramidisch zugespitzten Raum dar. Die Spitze liegt in dem von beiden Muskeln gebildeten Winkel, die Basis ist dem Schädel zugekehrt. (Hyrtl beschreibt für Saccobranchus singio einen analogen Raum, aber mit vorderer Spitze und hinterer Basis [?]). Den Raum begrenzt nach unten der große Ventralmuskel (M_{IV}), vorn findet er seinen Abschluß am Schultergürtel, nahe der Wurzel der Pectoralflosse und am Peritoneum (Zwerchfell) (Textfig. 5). Dorsal bildet der große Wirbelkomplex, lateral die Haut und nach hinten zu M_{III} die Begrenzung der Höhle. Entfernt man an der betreffenden Stelle die Haut, d. h. unmittelbar hinter dem Pectoraldorn, so erblickt man etwas dorsalwärts die subcutanen Leber- und Nierenstücke in der seitlichen Ansicht als flache Organe, die scheibenförmig mit M_{III} in einer Ebene liegen (Fig. 4).

Was die Leber anbetrifft, so durchdringt jederseits ein Teil der dorsalen Partie derselben als dünner Stiel den großen Ventralmuskel (M_{IV}) unterhalb der Schwimmblasenkapsel (Textfig. 7). Unter der Haut verbreitert es sich dann als Hepar succenturiatum zu einem unregelmäßig keilförmigen Gebilde (Fig. 3 und 4). Auf der Ventralseite ist dieses konvex, auf der Dorsalseite konkav. Nach Abnahme der Haut erscheint es als ein rundes, flaches Organ, das von dem unteren Fortsatz des Pteroticum ein wenig überdeckt wird. Das ganze Gebilde ist eingeschlossen in einem Bruchsack des parietalen Peritoneums, das die vordere Abteilung der Nebenhöhle auskleidet. Das noch vom Peritoneum viscerale überzogene Hepar succenturiatum läßt sich somit frei herauspräparieren. Das Verhalten des Peritoneums

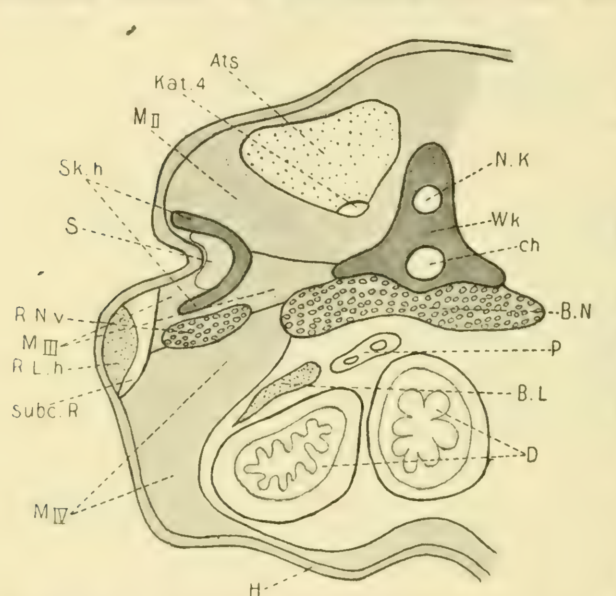
ist dabei folgendes: Die starke Aponeurose, welche die Niere überzieht, durchbricht als feiner Kanal die seitliche Muskelpartie und kleidet alsdann die Höhle der Rückenleber aus. Der peritoneale Kanal verläuft ventral an der Vorderfläche des Wirbelkomplexes und seiner Verlängerung, dem sich der subcutane Lappen weiterhin eng anschmiegt (Fig. 2).



Textfig. 7. Querschnitt durch den vorderen Teil der Schwimmblase; schematisch. *Ao* Aorta; *d.pn* Ductus pneumaticus; *Schd** Fortsatz des Schädeldaches (Posttemporale). Vergr. 9 : 1.

Anders verhält sich die Niere. Diese liegt außerhalb der Leibeshöhle. Das Peritoneum kleidet demnach die hintere Abteilung des subcutanen Raumes nicht aus. Die extraabdominale Niere grenzt aber auch hier nicht unmittelbar an die Muskelmassen und den Wirbelkomplex, sondern ist mit ihnen durch eine Bindegewebshülle verwachsen. Durch dieses Bindegewebe ist die Rückenniere sogar sehr fest an die hintere Schwimmblasenkapsel geheftet. Die Präparation gestaltet sich auch noch dadurch schwieriger, daß ein verhältnismäßig starkes Blutgefäß sich an die Haut begibt. Dasselbe Verhalten beschreibt M. Weber für Clarias Nieuhoffi und Böhme für Cl. melanoderma. Bei Saccobranchus singio wird jedenfalls dieselbe Erscheinung zu verzeichnen sein; Hyrtl erwähnt sie aber nicht. Bei Entfernung der Haut kommt es daher leicht vor, daß Spuren der Niere daran haften bleiben. Im übrigen ist das Verhalten der Niere ein ähnliches

wie das der Leber. Es verläuft aber hier ein Teil derselben als dünner Stiel an der Grenze zwischen M_{III} und M_{IV} und der hinteren Schwimmblasenwand. Die Niere benutzt also eine natürliche Lücke in der Bauchwand (Textfig. 5 und 8). Die Durchbohrung, wenn man von einer solchen überhaupt reden darf, findet in diesem Falle allerdings etwas weiter dorsal- und caudalwärts statt (Fig. 2 und 4). Unter der Haut liegt die Niere im Gegensatz zur klumpigen Leber als ein mehr flächenhaft ausgebreitetes Gebilde. In der Seitenansicht stellt dieser subcutane Lappen ein Dreieck dar, das mit seiner einen Spitze in dem Winkel zwischen den M_{III} und M_{IV} liegt. Diese laterale Fläche der Niere ist etwas größer als die der Leber. In bezug auf die Lage der Rückenniere zum Wirbelkomplex ist ein der Leber analoges Verhalten zu konstatieren: der Nierenstiel und die subcutane Niere schmiegen sich der hinteren Wand der Kapsel eng an. Bei der Präparation von der Bauchseite erscheint daher der Wirbelkomplex vollkommen von der Leber und Niere umschlossen (Fig. 2).



Textfig. 8. Querschnitt durch den hinteren Teil der Schwimmblase (in Textfig. 4 durch die Linie II bezeichnet); schematisch. *Sk. h* hintere Wand der Schwimmblasenkapsel. Vergr. 9 : 1.

In diesem Zusammenhange will ich noch kurz auf die bereits mehrfach erwähnten Lagebeziehungen der Schwimmblase zurückkommen. Sie liegt in dem Wirbelkomplex unmittelbar unter der Haut. Sind die Hauptmassen von Leber und Niere noch in der Bauchhöhle selbst zu treffen, so findet man dort von der Schwimmblase, den Ductus pneumaticus ausgenommen, nichts mehr vor. Die Reduktion ist also in diesem Falle am weitesten

vorgeschritten. Was die Muskulatur anbelangt, so ist folgendes hervorzuheben (Textfig. 5, 7, 8): Unwesentlich für die spätere Beurteilung ist M_{II}, der über die Schwimmblasenkapsel hinweggeht. Wesentlich ist dagegen das Verhalten von M_{III} und M_{IV}. M_{III} setzt sich an den Hinterrand des Wirbelkomplexes, M_{IV} verläuft in schräger Richtung unter demselben und heftet sich in der geschilderten Weise an den Schultergürtel.

γ) Theorie der Verlagerung.

Die Verlagerung von Eingeweideteilen bei Siluroiden hat, soweit ich die Literatur übersehe, zuerst Hyrtl für Arius cous (Euglyptosternum coum Günther) und später 1853 für Saccobranchus singio festgestellt. Er beschreibt nicht nur die Lage dieser subcutanen Gebilde, sondern sucht ihre Beziehung zu den betreffenden Organen in der eigentlichen Bauchhöhle nachzuweisen, indem er die Blutgefäße und Ausführgänge verfolgt. Allerdings übersieht der sonst so feine Beobachter die Verlagerung der Schwimmblase vollkommen (s. oben). Es werden in seiner Arbeit aber lediglich anatomische Tatsachen geliefert, Vermutungen über den Grund der Verlagerung werden nicht ausgesprochen.

Schon aus diesem Grunde erscheint eine Nachprüfung geboten. Außerdem sind in dieser Arbeit die für die Beurteilung der Verlagerung sehr wichtigen Lagebeziehungen der einzelnen Muskeln nicht genügend berücksichtigt. Es finden sich nur allmeine Bezeichnungen vor wie: „Winkel der oberen und seitlichen Bauchwand“ und ähnliche. Auch in dieser Richtung ist eine detaillierte Darstellung dieser komplizierten Verhältnisse bei Saccobranchus und ein Vergleich derselben mit den Befunden bei Clarias notwendig. Weber sagt in seiner Arbeit: „Weitere Klarstellung dürfte aber nur von einer Untersuchung sehr zahlreicher Siluroiden zu erhoffen sein“. Hyrtl scheint die Verlagerung als ein anatomisches Kuriosum aufzufasen: er ist der Ansicht, daß diese Erscheinung rein zufällig nur bei den genannten Formen auftrete. Ganz ähnliche Verhältnisse entdeckt dann viel später (1890) Max Weber bei Clarias Nieuhoffi. Merkwürdigerweise findet er in der Literatur „trotz angestrengten Suchens“ die von Hyrtl verzeichneten Fälle nicht, obwohl er u. a. den Namen dieses Forschers nicht unerwähnt läßt. Dieselbe Verlagerung schildert Böhme für Clarias melanoderma. Ihm kommt die Arbeit von Weber erst nach Beendigung seiner Abhandlung zu Gesicht. Sie ist eine Bestätigung des Befundes von Weber.

Was nun die Arbeit von Weber vor der von Hyrtl auszeichnet, ist der Versuch, die Erscheinung ursächlich zu erklären. Es sei mir erlaubt, kurz diesen Gedankengang wiederzugeben.

Weber schließt sich den Meinungen von Hasse und Sagemehl an, wonach der Webersche Apparat der Ostariophysen ein Organ ist, das weniger die Schwankungen des Wasserdrucks als die Veränderungen des Luftdrucks anzeigt. Bei Gymnotiden, Characiniden und Cyprinoiden tritt daher eine Verdoppelung der Schwimmblase ein: die vordere kleinere ist elastischer als die hintere und kommuniziert mit dem Weberschen Apparat. Bei manchen Siluroiden hingegen wird dadurch eine Verfeinerung der Schwimmblase hervorgerufen, daß ihre lateralen Enden sich bis unter die Haut erstrecken. Hier ist sie natürlich den Druckschwankungen viel leichter ausgesetzt als in der Bauchhöhle. Die Verlagerung der Schwimmblase erzielt also eine Verfeinerung des Weberschen Apparates. Da aber die meisten Welse, auch Saccobranchus, typische Grundfische seichter Gewässer sind, so kann der Webersche Apparat nur in untergeordnetem Grade die Funktion als hydrostatisches Organ haben, d. h. die Perzeption des meist konstanten Wasserdrucks vermitteln. Es ist vielmehr anzunehmen, daß dieses Organ in Verbindung mit der direkt unter der Haut gelegenen Schwimmblase als ein barometrisches aufzufassen ist und geeignet ist, atmosphärische Druckschwankungen und damit im Zusammenhang stehende Wetterveränderungen zu perzipieren.

Läßt sich somit die Verlagerung der Schwimmblase aus der Tendenz erklären, den Weberschen Apparat zu verfeinern, so ist jetzt noch die Frage nach der Verlagerung von Leber und Niere zu beantworten.

Weber beantwortet diese Frage folgendermaßen: „Könnte es damit in Zusammenhang stehen, daß die ventrale Portion des Seitenrumpfmuskels einen Teil ihres Ursprungs verlor an den seitlichen Auswüchsen des ersten und zweiten Wirbels, welche die Schwimmblase umschließen, und daß der Muskel tieferen Ursprung suchen mußte, wobei ein lateraler Leberlappen mehr und mehr abgeschnürt wurde bis zu dem „rudimentären Organ“ *), das jetzt vor uns liegt. Es läge somit hier eine allmählich erfolgte Einschränkung der Bauchhöhle von den Seiten her vor, die gleich-

*) Der Ausdruck „rudimentäre Organe“, den Weber mit Vorsicht gebraucht, ist natürlich nicht im gewöhnlichen Sinne zu verstehen.

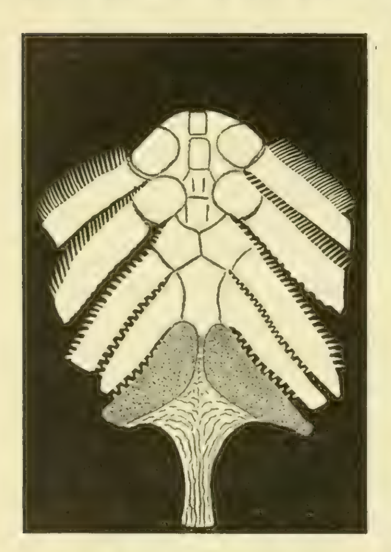
falls die subcutane Lagerung eines Stückes der Niere erklären würde". Diese nur in groben Zügen skizzierte Erklärung läßt sich meines Erachtens auch auf Saccobranchus anwenden. Doch ganz abgesehen davon, daß ich glaube, diesen Gedankengang näher begründen zu müssen, wird eine Spezialuntersuchung schon wegen der bereits angedeuteten Unklarheiten in bezug auf Muskulaturverhältnisse unerläßlich sein.

Die Ausbildung des Wirbelkomplexes konnte nicht ohne Folgen auf den Verlauf der Muskulatur bleiben. Offenbar haben M_{III} und M_{IV} ursprünglich, d. h. vor der Verschmelzung der Proc. transversi ein mehr einheitliches System gebildet. Erst durch diese sekundäre Erwerbung ist eine schärfere Differenzierung in einen oberen (M_{III}) und einen unteren (M_{IV}) Muskel eingetreten. Weber spricht nur von dem ventralen (M_{III} + M_{IV}) und dorsalen (M_{II}) Teil des großen Seitenrumpfmuskels; er unterscheidet nicht zwischen M_{III} und M_{IV}, ebensowenig Hyrtl.

Im ursprünglichen Zustande befanden sich die Eingeweide in ihrer normalen Lagerung in der Bauchhöhle, die Wirbelfortsätze waren annähernd gleich groß. Die obere Partie (M_{III}) des unter der Seitenlinie gelegenen Seitenmuskels setzte sich einfach an die unteren Fortsätze der Wirbel und die Rippen, während der untere Teil (M_{IV}) sich an den Schultergürtel heftete. Mit der Ausbildung des Wirbelkomplexes gingen nun eine Reihe von Veränderungen vor sich. Die Schwimmblasenkapsel schob sich nicht nur lateral, sondern auch dorsal und besonders ventral vor. Die Folge war eine Ausdehnung der Muskulatur längs der Hinterwand der Kapsel in horizontaler Richtung, allerdings unter Verlust desjenigen Teiles, der sich an die untere Fläche der Querfortsätze heftete. Dieser letzte Teil, der also seinen Ursprung an der Unterfläche des entstehenden Wirbelkomplexes verlor, mußte natürlich einen neuen Ursprung suchen. Er wurde auf diese Weise zu einem Teil des großen Ventralmuskels M_{IV}, der jetzt unter der Schwimmblasenkapsel verläuft. Um es kurz zu fassen: M_{III} verliert seinen Ansatz an der Unterfläche des Wirbelkomplexes und heftet sich nur noch an dessen Hinterwand; er folgt aber lateral dem Wirbelkomplex und kommt dadurch weiter nach außen als vorher. Anders M_{IV}. Er beteiligt sich nicht an dem lateralen Vordringen, sondern behält seinen Ursprung am Schultergürtel bei; dorsal aber wird er verstärkt durch den hinzutretenden Teil des M_{III}, der durch das Vordringen der Schwimmblasenkapsel abgespalten wird.

Das Verharren des M_{IV} führt also, wenn ich mich so ausdrücken darf, zu einer „passiven" Reduktion der Bauchhöhle, deren weitere Folge wieder eine Abschnürung von Teilen der Leber und Niere ist. Wie dieser Vorgang im einzelnen sich abgespielt hat, vermag ich nicht zu sagen. Vielleicht würden embryologische Untersuchungen von Saccobranchus und ähnlichen Formen eine Antwort auf diese höchst interessante Frage geben können.

Diese Theorie findet eine nicht unwesentliche Unterstützung in der weiteren Annahme, daß sowohl die Leber als auch die Niere die Tendenz hatten, Lappen zu bilden. Das unregelmäßige Relief der Leber, zumal ihres abgeschnürten Teiles, deutet wenigstens auf diese Tendenz hin. Bei der Niere ist dies allerdings nur noch an der Rückenniere zu konstatieren. Eine Abschnürung von Lappen ist jedenfalls verständlicher als die Isolierung kleiner Stücke von einem kompakten Organ. Auf jeden Fall aber muß ich mich der Ansicht von WEBER anschließen, „daß der Anstoß zur Verlagerung nicht von der Leber (oder Niere) ausgegangen ist".



Textfig. 9. Reusenapparat. Vergr. $2^1/_2 : 1$.

Für die Auffassung der subcutanen Gebilde als abgeschnürte Eingeweideteile spricht auch die bereits von HYRTL vermeldete Tatsache, daß unverhältnismäßig starke Blutgefäße in sie eintreten.

HYRTL und WEBER unterlassen es nur, die Gleichwertigkeit mit den betreffenden Organen der Bauchhöhle auch noch histologisch zu beweisen. Die Untersuchung ergibt bei Saccobranchus, daß sie zwar abgeschnürte, aber in keiner Weise strukturell veränderte oder sogar reduzierte Organe darstellen.

Diese zuerst von WEBER auf Clarias bezogene Hypothese läßt sich nach meiner Überzeugung auf Grund der Parallieluntersuchung, die ich ausgeführt und soeben beschrieben habe, auch auf Saccobranchus ausdehnen.

Fassen wir das Ergebnis dieser Betrachtung zusammen, so können wir sagen, daß die Tendenz der Schwimmblase, den

WEBERschen Apparat zu verbessern, im letzten Grunde das treibende Moment zur Verlagerung der Eingeweideteile gewesen ist.

C. Skelettsystem.

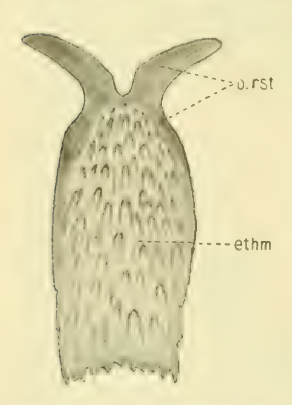
1. Deskriptiver Teil.

Die Arbeiten über das Skelettsystem der Siluroiden sind nicht sehr zahlreich. Es sind fast immer dieselben Formen (Silurus, Clarias, Malapterurus), die untersucht worden sind, eine Erscheinung, die sich auch auf anderen Gebieten (z. B. Haut, Darm) zeigt. In der Literatur finde ich, abgesehen von der eingangs erwähnten Arbeit von CUVIER und VALENCIENNES keine osteologischen Angaben über Saccobranchus. Die Mitteilungen der französischen Forscher sind jedoch allgemeiner Natur und beziehen sich fast nur auf einzelne Knochen des Schädels und des Schultergürtels. Ich begnüge mich daher jetzt mit dem Hinweis auf diese Notizen, um später auf die dort ausgesprochenen Ansichten zurückzukommen. Eine neuere Arbeit von KOSCHKAROFF [19]) berücksichtigt dagegen eine ganze Reihe von Formen. Auf Grund seiner Untersuchungen kommt er zu interessanten vergleichend-anatomischen Resultaten, auf die ich häufig Bezug nehmen muß. Von der Gruppe der Siluridae heteropterae hat er Silurus glanis und Eutropius untersucht, Saccobranchus dagegen nicht. Ich werde versuchen, Saccobranchus nach den von diesem Autor gegebenen Gesichtspunkten vergleichend-anatomisch zu behandeln und seine Stellung im System zu präzisieren.

KOSCHKAROFF unterscheidet unter den Welsen drei verschiedene Stufen: Panzerwelse, Halbpanzerwelse und nackte Welse. Phylogenetisch sind die ersteren die ältesten, die letzteren die jüngsten Vertreter der Welse. Diese Einteilung gründet sich auf die verschiedene Verbreitung und Ausbildung der Hautossifikationen, die sich gerade bei den Siluroiden gut verfolgen lassen, somit ein phylogenetisch wichtiges Merkmal darstellen. Während die Panzerwelse am ganzen Körper Hautossifikationen aufweisen, sind sie bei den Halbpanzerwelsen nur noch am Kopf bzw. am Schultergürtel vorhanden. Bei den nackten Welsen sind sie überhaupt nicht mehr sichtbar. Hier haben also die Deckknochen die für die Teleostier charakteristische Ausbildung bereits erhalten.

Nach dieser Einteilung ist Saccobranchus in die Gruppe der Halbpanzerwelse einzureihen. Bereits im ersten Kapitel ist

darauf hingewiesen worden, daß die unter der Haut befindlichen Skulpturen mehr oder weniger deutlich hervortreten. In den schematischen Figuren sind diese Gebilde fortgelassen. Um es gleich hier vorweg zu nehmen, so habe ich in diesen Figuren auch die gegenseitige Begrenzung der Knochen meist vernachlässigt. Die Knochen greifen nämlich mit sehr fein gezähnten, oft sogar kammförmigen Nähten ineinander. Zur Veranschaulichung dieser Verhältnisse möge die Textfig. 10 dienen. Man erkennt daran folgendes: Die Oberfläche des Knochens ist keineswegs glatt, sondern von sehr kleinen punkt- oder strichförmigen Erhöhungen bedeckt. Untersucht man diese Gebilde näher in bezug auf ihre Anordnung, so findet man, daß jeder Knochen seine ganz charakteristischen Skulpturen trägt. Dieselben strahlen meist von einem Punkt, der aber nicht immer in der Mitte des Knochens zu liegen braucht, nach verschiedenen Seiten aus. Die Anordnung um ein gewisses Zentrum erklärt sich vielleicht dadurch, daß ursprünglich die den Placoidschuppen der Selachier homologen Hautossifikationen auf der ganzen Körperoberfläche fast gleichmäßig verteilt waren, etwa so, wie es andeutungsweise noch gewisse rezente Formen zeigen (Loricaria). Erst durch die Konkreszenz der Basalplatten und dadurch, daß diese in Beziehung zu den Ersatzknochen des Craniums traten, fand eine Differenzierung in bestimmte Knochenkomplexe statt und eine Gruppierung der Hautossifikationen um ein gewisses Zentrum. Diese Annahme ist aber durchaus hypothetisch und bedarf noch der Bestätigung. Manche Knochen zeigen eine fast radiäre Anordnung ihrer Skulpturen. Hervorzuheben ist, daß die Hautverknöcherungen nicht nur am Schädel, sondern auch am Schultergürtel anzutreffen sind.



Textfig. 10. Supraethmoid mit Hautverknöcherungen. *ethm* Ethmoid; *o.rst* Os rostri. Vergr. $7\frac{1}{2}:1$.

Meine Untersuchungen werden sich auf folgende Teile des Skeletts erstrecken: 1. Schädel, 2. Wirbelsäule, 3. Schultergürtel, 4. Becken. Ich betone gleich hier, daß ich es nicht als meine Aufgabe betrachte, eine detaillierte Schilderung des Skelettsystems zu liefern. Die Lagerung der Knochen und ihre Gestalt ist im allgemeinen nur so weit angegeben, als es zum Verständnis notwendig ist.

Nur die für die vergleichend-anatomischen Betrachtungen wichtigen Lagebeziehungen sollen eingehender berücksichtigt werden. Was die Nomenklatur anbelangt, so habe ich sie meist den Arbeiten von SCHELAPUTIN[33]) und KOSCHKAROFF[19]) entnommen. In Ausnahmefällen habe ich eine entsprechende Bemerkung eingefügt. Um Irrtümern vorzubeugen, werde ich bei der erstmaligen Anführung wichtiger Knochen den in dieser Arbeit verwendeten Namen hervorheben und Synonyme in Klammern setzen.

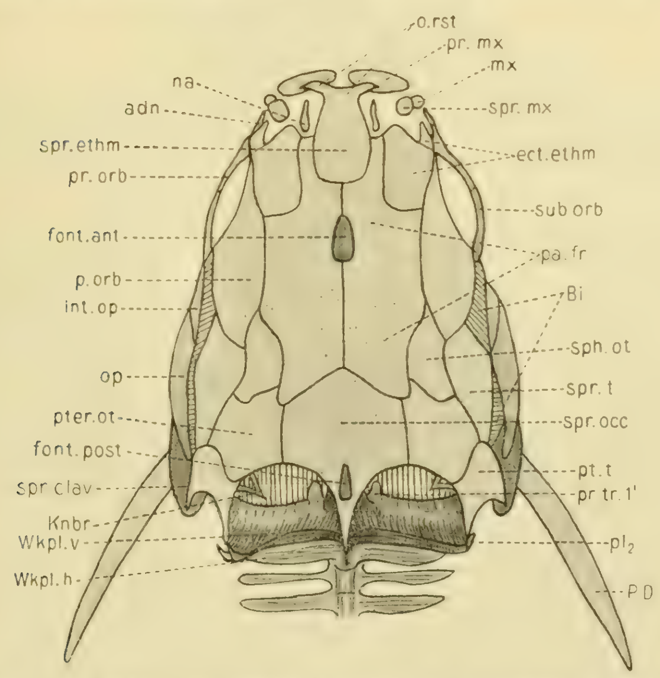
Um die Behandlung übersichtlicher zu gestalten, werde ich zuerst die Lagerung der Knochen beschreiben und die sich daran anknüpfenden vergleichend-anatomischen Betrachtungen in einem zweiten Abschnitt vornehmen.

a) Schädel.

α) Neurocranium.

Schädeldach (Textfig. 11).

Beginnen wir mit den Knochen des Schädeldaches, so können wir drei in medianer Richtung verlaufende Knochenreihen unter-



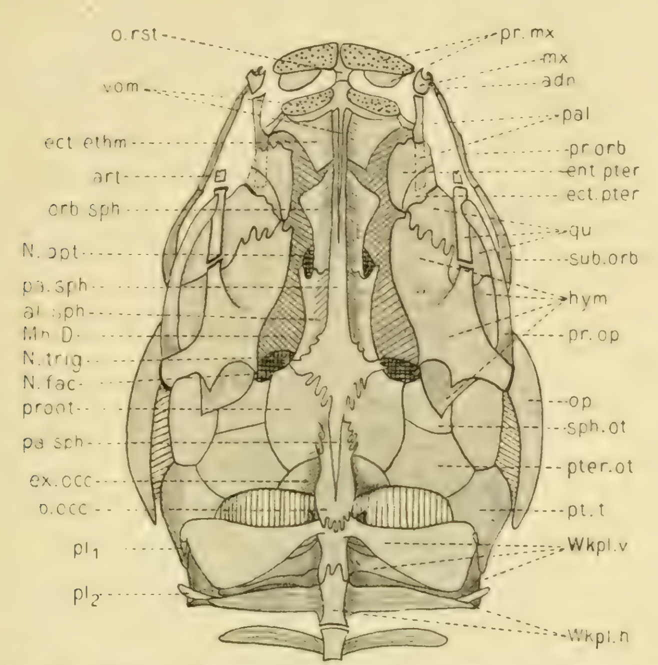
Textfig. 11. Schädel in dorsaler Ansicht. *Bi* Bindegewebe; *na* Nasale; *pa. fr* Parietofrontale; *p. orb* Postorbitale; *spr. ethm* Supraethmoid; *spr. mx* Supramaxillare. Vergr. $2^1/_2 : 1$.

scheiden. Gehen wir jedesmal vom Hinterrand des Schädels aus, so wäre in der Medianlinie zunächst das Supraoccipitale zu nennen, darauf folgt das Parietofrontale und zuletzt das Supraethmoid (Mesethmoid s. Ethmoid). Die zweite Reihe bzw. Doppelreihe beginnt mit dem Pteroticum (Mastoid s. Squamosum), das lateral vom Supraoccipitale liegt; vorn grenzt es an das Parietofrontale und das Sphenoticum (Postfrontale). Letzteres, der zweite Knochen, schiebt sich in einen Einschnitt des Parietofrontale. Den dritten Knochen dieser Reihe stellt das allerdings schon zum Orbitalring gehörende Postorbitale dar. Es stößt hinten an das Sphenoticum und Supratemporale, median an das Parietofrontale und vorn an den vierten Knochen dieser Reihe, das Ectethmoid (Praefrontale). Als letzte Knochen wären die vor den Ectethmoidea gelegenen Nasalia zu nennen. Der erste Knochen der dritten und äußersten Reihe ist das schon zum Schultergürtel zu rechnende Posttemporale (Suprascapula). Darauf folgt das median vom Pteroticum und Sphenoticum begrenzte Supratemporale. Es stellt die Verbindung her zwischen Posttemporale und Postorbitale.

Schädelbasis (Textfig. 12).

Die Schädelbasis setzt sich aus folgenden Knochen zusammen: median das unpaare Basioccipitale, davor das bedeutende Parasphenoid. In ihm gleichsam eingebettet liegt vorn der ankerförmige Vomer mit zwei Zahnfeldern. Beide Knochen sind unpaar. Eine zweite, ebenfalls median laufende Reihe, wird von paarigen Knochen gebildet: dem Basioccipitale liegen zunächst an die Exoccipitalia (Occipitalia lateralia) mit Öffnungen für den N. glossopharyngeus und N. vagus; an diese schließen sich nach vorn die großen Prootica (Petrosa) an, welche je einen stark entwickelten Otolithen durchschimmern lassen. Median getrennt werden die Prootica durch das Basioccipitale und das Parasphenoid. Vor den seitlichen Flügeln des letzteren folgen weiter vorn die kleinen Alisphenoidea, darauf die bedeutenden Orbitosphenoidea, die über dem Parasphenoid zusammenstoßen. Ihre Lage entspricht der vorderen Fontanelle. Nach vorn artikulieren die Orbitosphenoidea mit den Ectethmoidea. Zwischen dem Prooticum und dem Alisphenoid liegen, durch eine Knochenlamelle getrennt, die Austrittsöffnungen für den N. trigeminus und N. facialis: an der Bildung der ersteren nehmen noch die flügelförmigen Fortsätze des Parasphenoids teil. Zwischen dem Ali-

sphenoid und dem Orbitosphenoid befindet sich das Foramen opticum.



Textfig. 12. Schädel in ventraler Ansicht. *al. sph* Alisphenoid; *ect. pter* Ectopterygoid; *ent. pter* Entopterygoid; *hym* Hyomandibulare; *orb. sphen* Orbitosphenoid; *pal* Palatinum; *pr. op* Praeoperculum; *qu* Quadratum. Vergr. $2^1/_2$: 1.

Orbitalring (Textfig. 11 u. 12).

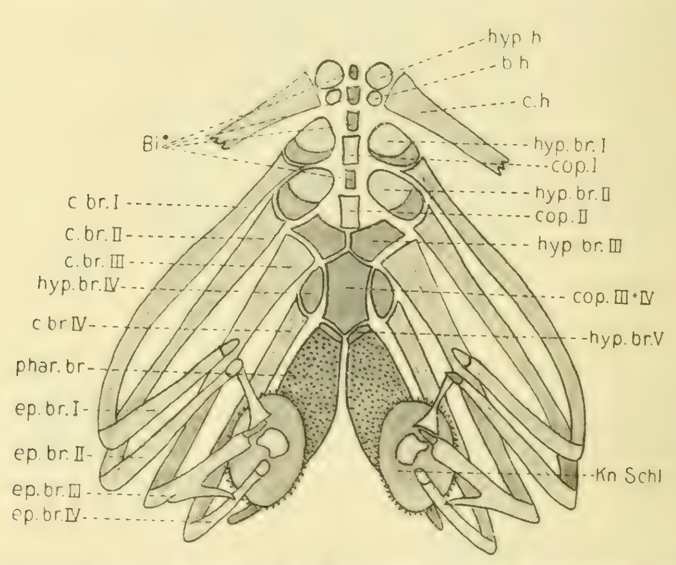
An der Bildung des Orbitalringes nehmen drei Knochen teil. Der größte ist das bereits erwähnte Postorbitale. Es nimmt den oberen und hinteren Rand des Augenringes ein. Der viel schwächere Infraorbitalring, der am Vorderrand des Postorbitale beginnt, besteht aus dem Suborbitale und dem Praeorbitale. Ein vor dem Praeorbitale und dem Vorderende desselben z. T. auflagerndes längliches Knöchelchen ist als Adnasale aufzufassen.

β) **Viszeralskelett** (Textfig. 12—15).

a) Suspensorium und Kieferapparat (Textfig. 12).

Die Verbindung zwischen dem Schädel und dem Viszeralskelett wird vermittelt durch das Suspensorium: Hyomandibulare und Quadratum. Das sehr komplizierte Hyomandibulare artikuliert mit dem Sphenoticum der Schädeldecke. Nach außen entsendet ersteres einen starken Fortsatz, an den sich das Operculum

heftet. Ein vorderer Fortsatz artikuliert mit einem entsprechenden des Quadratum. An dem erstgenannten Fortsatz entspringt ein weiterer Knochen, der am Außenrande des Hyomandibulare bogenförmig verläuft und sich an den röhrenförmigen Teil des Quadratum lehnt, der zur Artikulation mit dem Unterkiefer dient: es ist dies das Praeoperculum. Das Quadratum ist, abgesehen von dem eben erwähnten Gelenk, noch durch eine Zackennaht mit dem Hyomandibulare verbunden. Dieser plattenförmige Teil des Quadratum vereinigt sich vorn teils durch ein Gelenk, teils durch Zackennaht mit den Pterygoidelementen. Es läßt sich ein kleineres



Textfig. 13. Kiemenapparat. *Bi** Bandmassen und Bindegewebe; *Kn. Schl* Knochenplatte mit oberen Schlundzähnen; *phar. br* Pharyngobranchiale. Vergr. 4 : 1.

Ectopterygoid, das mit dem Quadratum artikuliert, und ein größeres Entopterygoid unterscheiden.

An das Quadratum schließt sich nach vorn und außen der Unterkiefer an (Textfig. 14). Er besteht jederseits aus zwei Teilen, die in der Medianen in einer Symphyse zusammentreten. Das kürzere Articulare verbindet sich mit dem röhrenförmigen Teil des Quadratum vermittelst eines Gelenkes und vorn durch eine Zackennaht mit dem großen bezahnten Dentale. An der Innenseite beider Knochen liegt in einer Höhlung der Meckelsche Knorpel. Im Anschluß hieran seien gleich die Verhältnisse am Oberkiefer skizziert (Textfig. 12). Der Rand des Oberkiefers

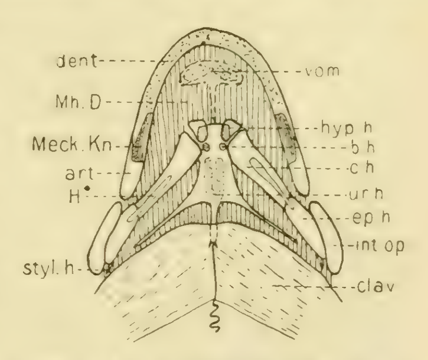
wird nur eingenommen von den großen, mit Zähnen besetzten Praemaxillaria (Intermaxillaria). Die im Mundwinkel stehenden rundlichen Maxillaria sind ganz rudimentär und dienen nur den Bartfäden als Stütze. Über dem Maxillare und mit ihm verbunden liegt ein kleiner, flacher Knochen, das Supramaxillare. Ventral artikuliert mit dem Maxillare noch das griffelförmige Palatinum. Der mittlere Teil des Palatinum ist durch ein Gelenk mit dem darüber gelegenen Fortsatz des Ectethmoid verbunden, das seinerseits wieder die lateralen Enden des Vomer berührt. Die proximalen Abschnitte der Palatina liegen über den Pterygoidea.

Opercularapparat (Textfig. 11 u. 12).

An das Hyomandibulare schließt sich nach hinten das dreieckige Operculum an. Es stellt das größte der drei Elemente des Opercularapparates dar. Nach vorn folgt das dem Hyomandibulare eng anliegende und schräg nach unten verlaufende röhrenförmige Praeoperculum. Unter dem Praeoperculum und vor dem Operculum befindet sich das ebenfalls dreieckige, aber kleinere Interoperculum. Es ist vorn durch ein Band an das Quadratum geheftet.

Hyoidbogen (Textfig. 14 u. 15).

Der Hyoidbogen beginnt am Hyomandibulare mit dem ganz rudimentären Stylohyale (Interhyale). Daran schließt sich das Epihyale an. Von dem nun folgenden, noch größeren Ceratohyale ist es durch Knorpel getrennt. An beide Knochen setzen sich insgesamt 7—8 Branchiostegalstrahlen. Der Bogen endet vorn mit zwei kleineren Elementen: dem Hypohyale und dem noch unbedeutenderen Basihyale. Beide sind median gelegen. Die Vereinigung der Hyoidbögen findet am Urohyale statt. Der Körper dieses charakteristisch gebauten Knochens hat die Form eines flachen Prismas und besitzt zwei starke, weit nach hinten ragende Fortsätze (Textfig. 15), die sich den vorderen Rändern

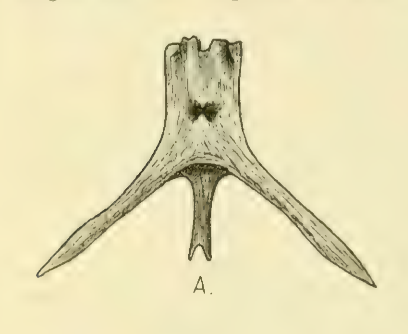


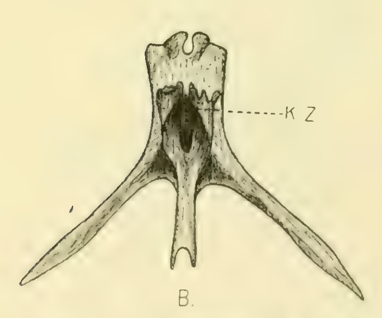
Textfig. 14. Unterkiefer und Zungenbeinbogen (ventrale Ansicht). *dent* Dentale; *ep. h* Epihyale; *H** Höhlung für Branchiostegalstrahlen; *Meck. Kn* MECKELscher Knorpel; *styl. h* Stylohyale; *ur. h* Urohyale. Vergr. $2^1/_2$: 1.

der Claviculae anlehnen. Während die ventrale Fläche nur unbedeutende Reliefverschiedenheiten aufweist, ist der dorsalen ein gabelförmiges Stück aufgesetzt. Die oberen ausgezackten Enden der Gabel sind etwas aufgebogen und dienen zur Befestigung des Kiemen- und Zungenbeinbogens. Der nach hinten gerichtete mediane Stiel endigt selbst wieder in einer kleinen Gabel. Dieser mediane Fortsatz schiebt sich unter den Schultergürtel und verbindet sich mit ihm.

Kiemenapparat (Textfig. 13).

Die Kiemenbögen beginnen jederseits an den median gelegenen Copulae. In bezug auf die Gruppierung der Kiemenbögen um die Copulae ist folgendes zu sagen: mit der Copula I artikulieren die Kiemenbögen I und II, mit der Copula II die Bögen II und III, mit der Copula III + IV die Bögen III, IV und V. Die dritte und letzte Copula III + IV hat die Form eines sechseckigen Schildes und ist völlig knorpelig. Die Copulae I und II sind verknöchert. — Die von den Copulae ausgehenden Hypobranchialia sind klein, nur die der Bögen I und II verknöchern teilweise. Die verknöcherte Partie am ersten Bogen stellt einen fast regelmäßigen Quadranten dar. Die Hypobranchialia III, IV und V bleiben völlig knorpelig. — Den horizontal gelegenen Hypobranchialia schließen sich die schräg nach oben aufsteigenden und bedeutend längeren Ceratobranchialia an. Eine Besonderheit weist das Ceratobranchiale des Bogens V auf, insofern, als es zu dem sogenannten Pharyngobranchiale umgewandelt ist, welches die unteren Schlundzähne trägt. In dem Gelenk zwischen Ceratobranchiale und dem nun folgenden kleineren Epibranchiale biegen die Kiemenbögen nach der Schädelbasis





Textfig. 15. Urohyale. A. Ventrale Ansicht. B. Dorsale Ansicht. *K. Z* Ansatz für Kiemen- und Zungenbeinbogen. Vergr. 6 : 1.

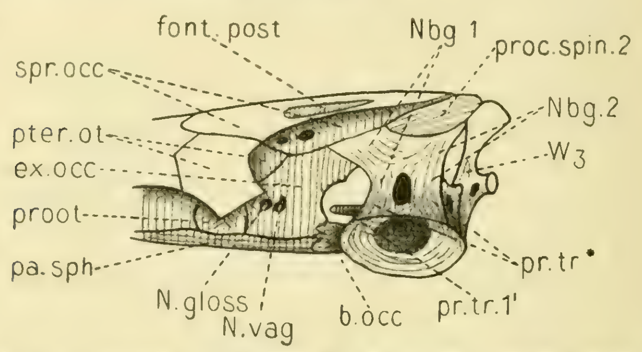
des Neurocranium um. Hier nehmen sie, abgesehen vom ersten Bogen, teil an der Bildung der oberen Schlundknochen, bzw. stützen sie dieselben. Die etwas komplizierten Verhältnisse sind kurz folgende: Vom Epibranchiale III aus legt sich ein Fortsatz an das Epibranchiale IV. Vor diesen beiden befindet sich ein Knochenplättchen. Die Epibranchialia I und II bleiben getrennt; das Epibranchiale I endigt an der Schädelbasis selbst. Jedoch geht vom Epibranchiale II ein vorn schmaler, nach hinten zu sich stark verbreiternder Knochen aus, der mit dem vor den Epibranchialia III und IV liegenden entsprechenden Element sich durch ein Gelenk vereinigt. Die eben genannten Knochen werden unterdacht von einer großen Platte. Sie trägt die oberen Schlundzähne. Das Pharyngobranchiale setzt sich caudal mit einem kurzen Stiel an den Kiemenbogen IV.

b) **Wirbelsäule** (Textfig. 16—20).

Anfangsteil der Wirbelsäule (Wirbelkomplex).

Der Anfangsteil der Wirbelsäule weist die für Welse charakteristische Verschmelzung der ersten Wirbel auf. Eine Ausnahme macht hierin der rudimentäre erste Wirbel (Textfig. 18 und 19). Dieser stellt nur ein unbedeutendes Knöchelchen von der Gestalt eines Doppelkegels dar, ohne obere und untere Bögen. Er liegt völlig eingeschlossen im Basioccipitale. (Zur Vereinfachung werde ich deshalb fortan den ersten Wirbel des nun folgenden Komplexes als ersten Wirbel bezeichnen, zähle den rudimentären also nicht mit.) Das Basioccipitale schiebt sich unter dem rudimentären Wirbel mit einer Zackennaht vor, um sich mit der entsprechenden Naht des Wirbelkomplexes zu verbinden. Auffällig ist einmal das Zurücktreten des rudimentären Wirbels, der nur eine ganz untergeordnete Rolle bei der Verbindung des Schädels mit der Wirbelsäule spielt, andererseits die Verbindung beider Skeletteile durch Naht, eine Abweichung vom üblichen Verbindungsmodus. Betrachten wir den Wirbelkomplex genauer, so können wir zwei Teile an ihm unterscheiden: einen größeren vorderen und einen viel kleineren hinteren. Auch diese beiden Teile werden nicht durch flache Gelenke, wie zu erwarten wäre, sondern durch Nähte miteinander verbunden. Die Gesamterstreckung des Komplexes entspricht etwa der Ausdehnung der auf ihn folgenden drei normal gebauten Wirbel.

Große Schwierigkeiten ergeben sich nun bei der Deutung des höchst komplizierten Gebildes. Daß es sich hierbei um eine Verwachsung einzelner Wirbel handelt, ist ohne weiteres einzusehen. Fast alle Welse besitzen diesen Komplex, mit Ausnahme der Panzerwelse (Loricariae)*). Im allgemeinen ist es auch leicht, sich über die Anzahl der verwachsenen Wirbel Klarheit zu verschaffen, wenn man die mehr oder weniger getrennten Querfortsätze und Dornfortsätze, sowie die Öffnungen für den Austritt der Nerven berücksichtigt. Meist bleiben die Enden der Querfortsätze frei. Bei Saccobranchus ist dies jedoch in dem vorderen Abschnitt nicht mehr der Fall, wie gleich gezeigt werden soll. Untersuchen wir den Wirbelkomplex jetzt genauer.



Textfig. 16. Hinterer Schädel und Wirbelkomplex in seitlicher Ansicht. *Nbg* 1, *Nbg*. 2 Neuralbogen 1 und 2; *pr. tr** verschmolzene Processus transversi des zweiten Wirbels; W_3 dritter Wirbel des Komplexes. Vergr. 4 : 1.

In der seitlichen Ansicht (Textfig. 16) weist der Komplex deutlich drei obere Fortsätze auf. Zwei davon gehören dem vorderen, der letzte dem hinteren Abschnitt an. Es läßt dies also schon auf die Verschmelzung mindestens dreier Wirbel schließen. Der erste, starke obere Bogen bzw. dessen Dornfortsatz tritt jederseits durch eine Zackennaht mit der Unterfläche der Crista des Supraoccipitale in Verbindung und legt sich mit seinem unteren Rande zum Teil an die Exoccipitalia. Durch diesen Mechanismus erhält der Kopf eine nicht unwesentliche Stütze. Es entsteht dadurch weiter zwischen dem Schädel und dem Wirbelkomplex, d. h. zwischen dem Basioccipitale einerseits und den oberen Bögen des ersten Wirbels andererseits, ein großer Raum, in dem das Rückenmark verhältnismäßig frei liegt. — Der ebenfalls sehr

*) Neuerdings werden die Loricariae und verwandte Formen als eine besondere Familie aufgeführt (Boulenger, Goodrich).

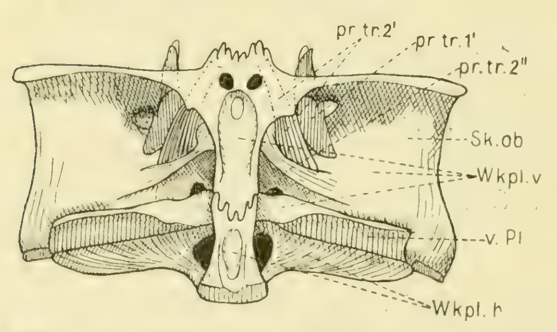
starke Fortsatz des zweiten Wirbels verhält sich insofern normal, als er sich nach rückwärts wendet. In seiner oberen Partie ist er lateral zusammengedrückt und reicht weit nach hinten. Trotzdem der Fortsatz sich noch durchaus unterhalb der Crista befindet, tritt er selbst nicht an sie heran. Bei genauerer Prüfung findet man nämlich, daß über den vereinigten Neurapophysen ein unpaares, vertikal gestelltes Plättchen liegt, das bis an die Crista reicht. Dies Plättchen ist oft nicht leicht zu erkennen; es wird erst nach stärkerer Mazeration sichtbar. Über die morphologische Deutung desselben habe ich keine Angaben gefunden. Doch glaube ich, daß es sich einfach um den zwischen die Neurapophysen sich einschiebenden Neuraldorn (Processus spinosus) handelt, der in diesem Falle plattenförmig modifiziert ist. Ob der erste Wirbelfortsatz das entsprechende Gebilde besitzt, vermag ich nach meinem Material nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden. — Wesentlich einfacher gestalten sich diese Verhältnisse am dritten Wirbel, der sich nur wenig von den folgenden unterscheidet. Er zeichnet sich vor den normalen eigentlich nur noch durch die Zackennaht aus, die ihn mit dem vorderen Teil des Komplexes verbindet. Caudal besitzt er bereits die typische konkave Gelenkfläche. Der obere Fortsatz ist auch durchaus normal und lehnt sich eng an den des zweiten Wirbels, ohne aber durch Naht mit ihm verbunden zu sein. Doch liegt auch hier, zwischen den Fortsätzen des zweiten und dritten Wirbels, das Rückenmark ziemlich frei (Textfig. 16).

Gehen wir über zur Betrachtung der unteren Fortsätze, so stoßen wir auf bedeutend größere Schwierigkeiten.

Sehr schnell erledigt sind wieder die Verhältnisse am dritten Wirbel (Textfig. 11, 12, 17): Der Processus transversus schmiegt sich der hinteren Wand der Schwimmblasenkapsel innig an, ohne daß es zu einer Verzahnung kommt. Am lateralen Ende sitzt ein kurzer, breiter Fortsatz, offenbar eine etwas modifizierte Pleurapophyse (pl_2). — Nun zum vorderen Abschnitt: Im Gegensatz zu allen anderen Siluroiden ist, soweit ich die Literatur übersehe, bei Saccobranchus allein der äußere Rand der Schwimmblasenkapsel fast völlig glatt, d. h. bei den übrigen Siluroiden sind die seitlichen Fortsätze mehr oder weniger an ihren Enden frei, so daß die Anzahl der sich aus dem Komplex beteiligenden Wirbel schon dadurch leicht zu ermitteln ist; bei Saccobranchus jedoch zeigt die Kapsel die Form eines fast allseitig geschlossenen Kegels mit ganz glatter Oberfläche, welche

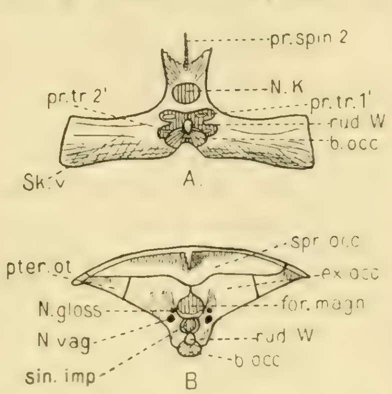
die Begrenzung der Komponenten nicht mehr erkennen läßt. Die Spitze des schiefen Kegels liegt vorn am Basioccipitale (Textfig. 12).

Man ist allgemein der Ansicht, daß die Wand der Schwimmblasenkapsel hervorgegangen ist aus den modifizierten Processus transversi der ersten verschmolzenen Wirbel. Vielleicht ist es nicht ausgeschlossen, daß noch sekundär Knochenbildungen stattgefunden haben. Eine Feststellung der sich an dem Komplex beteiligenden Wirbel durch die Anzahl der Processus transversi ist am erwachsenen Saccobranchus, wie oben auseinandergesetzt worden ist, unmöglich; ebenso stößt auch die morphologische Deutung der Knochenelemente auf große Schwierigkeiten. Embryologische Studien über diesen Gegenstand fehlen meines Wissens auch bei anderen Siluroiden vollständig. Nur auf diesem Wege ist es natürlich möglich, zu einem abgeschlossenen Urteil zu kommen. Die Kapsel derSchwimmblase (Textfig. 11, 12, 17) wird bei Saccobranchus ausschließlich von dem vorderen Abschnitt des Komplexes gebildet; der hintere Abschnitt besitzt ja schon einen typischen Processus transversus und eine Pleurapophyse. Die Fortsätze des ersten Wirbels umschließen die Schwimmblase dorsal, vorn und ventral. An dem ventralen äußeren Rande bemerke ich einen kleinen einspringenden Winkel, in dem sich ein unbedeutender, caudalwärts gerichteter Fortsatz befindet. Es kann dieser wohl nur als eine stark reduzierte Pleurapophyse aufgefaßt werden (Textfig. 12, pl_1). Die untere große Fläche würde demnach einen modifizierten Processus transversus darstellen. — Der zweite Wirbel begrenzt die Schwimmblase nur dorsal und caudal. Caudal bildet er eine senkrecht stehende Platte, welche die nach hinten offene Kapsel zum Teil abschließt. Auf der dorsalen Wandung vermag ich keine Grenze zwischen den Processus transversi des ersten und zweiten Wirbels zu erkennen. — Betrachtet man das



Textfig. 17. Wirbelkomplex in ventraler Ansicht; ventrale Wandung entfernt, um das Innere sichtbar zu machen. *pr.tr.*2', *pr.tr.*2'' s. Text; *v.Pl* vertikale Platte des vorderen Wirbelkomplexes. Vergr. 5 : 1.

Innere der Kapsel nach Abnahme der ventralen Wandung (Textfig. 17), so erblickt man drei Knochen, die Teile des WEBERschen Apparates darstellen. Der hintere derselben (*pr. tr. 2''*) ist eine schmale, von der dorsalen Wandung ausgehende Spange, die bogenförmig nach vorn verläuft und sich mit ihrem knopfartigen Ende an den Körper des vorderen verschmolzenen Wirbelkomplexes lehnt. Wahrscheinlich stellt dies Gebilde einen Teil des modifizierten Processus transversus des zweiten Wirbels dar. Unmittelbar davor liegt eine mit dem eben erwähnten Knochen verwachsene zweite Spange (*pr. tr. 2'*), die bedeutend kürzer ist und ihren Anfang nimmt an der Zackennaht, die den Komplex mit dem Basioccipitale verbindet (Textfig. 17, 18 *A*). Auch dieser kleine Knochen dürfte ein Teil des zweiten Processus transversus sein. Zweifelhafter Herkunft ist das dritte Knochenpaar (*pr. tr. 1'*). Es liegt vollkommen frei in zwei unter dem Neuralkanal und vor dem Foramen magnum befindlichen Höhlungen und ragt nach vorn ebenfalls frei vor. Das vordere Ende dieses flachen, halbmondförmigen Plättchens trägt noch eine kleine Knochenschuppe. Das Ganze ist vielleicht als ein Teil des ersten Querfortsatzes aufzufassen (Textfig. 16, 17 und 18 *A*).



Textfig. 18. A. Vorderansicht des Wirbelkomplexes. *Sk. v* vordere Wand der Schwimmblasenkapsel. B. Rückansicht des Schädels nach Loslösung des Wirbelkomplexes. *for. magn* Foramen magnum; *sin. imp* Sinus impar. Vergr. 3 : 1.



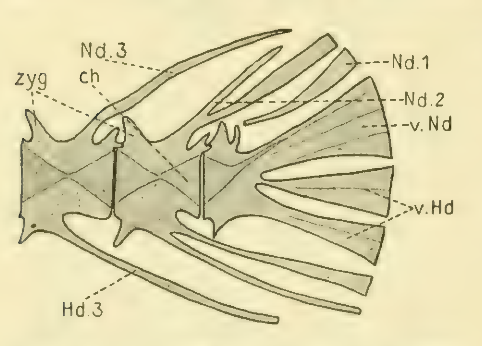
Textfig. 19. Rudimentärer erster Wirbel. Vergr. 40 : 1.

Die eigentliche Wirbelsäule bietet im übrigen wenig Bemerkenswertes. Ebenso ist der Bau der Dorsal- und Analflosse in vergleichend-anatomischer Hinsicht kaum von Interesse. Von

einiger Wichtigkeit scheint mir dagegen das Verhalten der Wirbelsäule an der Caudalflosse zu sein.

Endteil der Wirbelsäule (Caudalflosse) (Textfig. 20).

Wie der Anfangsteil der Wirbelsäure durch eine Verschmelzung von Wirbeln charakterisiert wird, so auch das Ende derselben. Bereits der vorletzte Wirbel zeigt eine höchst merkwürdige Abweichung vom normalen Typ. Der Wirbelkörper selbst verhält sich zwar noch normal, doch ist sowohl der obere als auch der untere Fortsatz doppelt und dient schon zur Artikulation der Flossenstrahlen. Auffällig ist dabei, daß der von dem „primären" Processus spinosus ausgehende „sekundäre" Ast stärker entwickelt ist und sich am Ende verbreitert. Dies zeigt sich besonders dorsal. Man vergleiche nur den oberen Fortsatz des drittvorletzten Wirbels mit dem „primären" des vorletzten.



Textfig. 20. Schwanzteil der Wirbelsäule. *Hd.* 3 Haemaldorn des drittvorletzten Wirbels; *Nd.* 1 Neuraldorn des letzten Wirbels; *Nd.* 2 „primärer" Neuraldorn des vorletzten Wirbels; *Nd.* 3 Neuraldorn des drittvorletzten Wirbels; *v. Hd* verschmolzene Haemaldornen; *v. Nd* verschmolzene Neuraldornen; *zyg* Zygapophyse. Vergr. 9 : 1

Wesentlich anders ist der letzte Wirbel beschaffen. Er weist nur noch im vorderen Teil den typischen Bau eines Wirbelkörpers auf. Bereits der obere Fortsatz zeichnet sich vor den anderen dadurch aus, daß er den direkten Zusammenhang mit dem Wirbelkörper verloren hat. Er ist nur noch durch Bindegewebe mit einer Zygapophyse verbunden. Von dem hinteren Ende des Wirbelkörpers gehen fächerförmig drei Platten aus. Wie es mir scheint, setzen sich die beiden kleineren unteren wieder aus je zwei Elementen zusammen, die obere größere sogar aus vier. Die Anzahl derselben läßt sich nur schwer und nicht mit voller Sicherheit feststellen. Die beiden unteren Platten stellen offenbar verschmolzene Hämaldornen dar, deren zugehörige Wirbelkörper nicht mehr erkennbar sind, die oberen sind als deren Neuraldornen aufzufassen. Dieser Umstand weist also auf den nicht einheitlichen Ursprung des letzten Abschnittes der Wirbelsäule

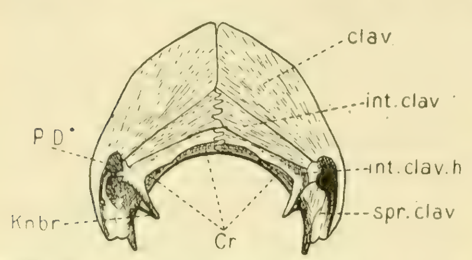
hin. — Hervorzuheben wäre noch das Verhalten des Chordaendes, das im letzten Wirbel aufwärts gekrümmt ist.

c) **Schultergürtel** (Textfig. 21—24).

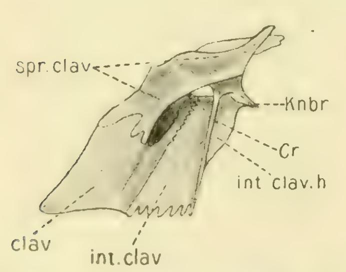
Ebenso interessante wie komplizierte Verhältnisse weist der Schultergürtel auf. Auch KOSCHKAROFF [19]) erstreckt seine Untersuchungen auf diesen Gegenstand und fügt Abbildungen hinzu. Seine Angaben sind jedoch nur skizzenhaft und beziehen sich auf größere Formverschiedenheiten bei den einzelnen Vertretern der Siluroiden. Er vermeidet sogar, die Teile des Schultergürtels zu benennen. Auch geben seine sämtlichen Zeichnungen nur die von der Clavicula und Interclavicula gebildete Platte in einer Ansicht wieder. Die Basalstücke sind meist fortgelassen oder höchstens angedeutet und werden im Text nicht aufgeführt. — SCHELAPUTIN [33]) befaßt sich in seiner Arbeit über das Cranium von Clarias nicht weiter mit diesem Gegenstand, weil er bereits Angaben darüber bei HUXLEY und PARKER vorfindet. Meinen Ausführungen lege ich die Nomenklatur von PARKER [29]) zugrunde, da Clarias und Saccobranchus eine auffallende Ähnlichkeit im Bau des vorderen Extremitätengürtels aufweisen. — Gewisse Anhaltspunkte enthält weiter die Arbeit von M. JAQUET [18]) über Silurus glanis. Er gibt eine detaillierte Schilderung der einzelnen Bestandteile. Es ist mir somit möglich, Beziehungen zwischen Saccobranchus, Silurus und Clarias aufzustellen. Im übrigen ist das Vergleichsmaterial über diesen Gegenstand in der Siluroiden-Literatur recht zerstreut und bezieht sich auf Formen, die Saccobranchus ferner stehen (MURRICH: Amiurus).

Der Schultergürtel beginnt mit dem Posttemporale (s. Schädeldach). Die Zugehörigkeit dieses Knochens zur Schädeldecke ist nur eine scheinbare. Es ist eine nur bei Panzer- und Halbpanzerwelsen beobachtete Merkwürdigkeit des Posttemporale, sich durch Naht fest mit dem Schädel zu verbinden. Diesen Verbindungsmodus zeigen die jüngeren nackten Welse, wie auch die übrigen Teleostier, nicht. Hier ist bekanntlich nur Bindegewebe vorhanden. Die Naht ist bei Saccobranchus allerdings nicht so stark ausgeprägt wie an den andern Schädelknochen, vielleicht auch nicht so charakteristisch wie bei Clarias. Das Posttemporale schiebt sich bereits etwas unter das Pteroticum. Es liegt mithin schon eine Andeutung auf den phyletisch jüngeren Zustand vor. Vorn setzt sich das Posttemporale an die Außenseite des Pteroticum und die hintere des Supratemporale, sein

oberer Fortsatz heftet sich an den dorsalen Rand des Wirbelkomplexes. Somit wird eine überaus feste Verbindung zwischen dem Schädel und dem obersten Teil des Schultergürtels bewirkt. Auf eine ähnliche Stützvorrichtung zwischen Wirbelkomplex und Schädel ist bereits hingewiesen worden (p. 496). Die Beweglichkeit der vorderen Extremität wird nun bedingt durch die lockere Verbindung des zweiten Knochens mit dem Posttemporale: der Clavicula bzw. Supraclavicula. — An der paarigen Clavicula lassen sich zwei Abschnitte unterscheiden (Textfig. 21—23). Der vordere bildet eine horizontale Platte, deren beide Teile durch ein starkes Ligament verbunden sind. Daran schließt sich jederseits ein fast senkrecht dazu stehender, ausgehöhlter Abschnitt, der den starken Pectoraldorn von außen umfaßt und sich dann nach rückwärts wendet. Dieser Teil repräsentiert die Supraclavicula. Der ausgehöhlte Teil, die Gelenkgrube für den Pectoraldorn, zeigt an der Außenwand eine bemerkenswerte Verdickung. Clavicula und Supraclavicula sind vollkommen miteinander verschmolzen und sind selbst durch Kochen nicht zu trennen.



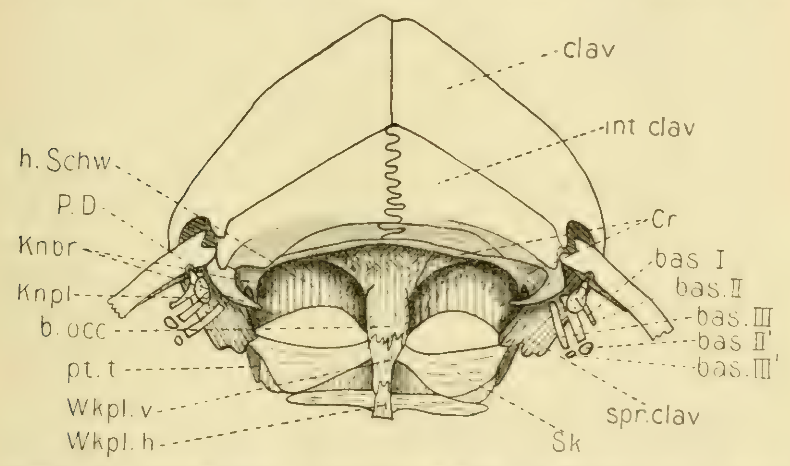
Textfig. 21. Schultergürtel in ventraler Ansicht von hinten. *P. D** Gelenkgrube für den Pectoraldorn. Vergr. 2 : 1.



Textfig. 22. Schultergürtel (halb) von innen betrachtet. Vergr. 2 : 1.

An die Clavicula setzt sich caudal die komplizierte Interclavicula und verbindet sich dorsal mit der Supraclavicula unterhalb des Gelenkes für den Pectoraldorn. Äußerlich stellt die Interclavicula zwar einen einheitlichen Komplex dar, es vereinigen sich aber in ihr noch zwei weitere Elemente: Coracoid und Scapula (s. unten), die selbst nicht mehr erkennbar sind. Wie bei der Clavicula, so treten auch hier die beiden Hälften der Interclavicula zu einer großen horizontalen Platte zusammen, sind aber im Gegensatz zu dem erstgenannten Knochen durch eine tief eingreifende Zackennaht verbunden. Die horizontalen Teile

der Clavicula und Interclavicula bilden in ihrer Gesamtheit einen dreieckigen Schild mit flacher Wölbung. Der Bau des hinteren, fast vertikalen Abschnittes der Interclavicula ist noch bedeutend komplizierter als der entsprechende der Clavicula. Es sei noch folgendes hervorgehoben: Von der Mitte des Hinterrandes der Interclavicula verläuft eine sehr feine Knochenwand in Form einer Crista nach außen bis zur Vereinigung mit der Supraclavicula (Textfig. 22). Von dem äußeren Rande der Crista aus wendet sich ein Fortsatz nach hinten, um sich hier mit einem anderen Fortsatz des horizontalen Teiles der Interclavicula zu einer Knochenbrücke zu vereinigen. Diese springt, schräg nach innen zeigend, als spitzer Fortsatzt frei nach der Bauchhöhe vor (Textfig. 11).



Textfig. 23. Schultergürtel mit Vorderextremität und Wirbelkomplex. *h. Sch* hintere Schädelwand; *Knpl* Knochenplatte zur Verbindung von Basale *I* und *II*. Vergr. 3 : 1.

An der Außenseite der eben genannten Knochenbrücke artikulieren nun die Basalia (Brachialia). Es lassen sich zwei Reihen derselben unterscheiden (Textfig. 23). Die erste besteht aus drei Knochen, von denen die beiden nach dem Pectoraldorn gelegenen ein besonderes Interesse beanspruchen. Der dem Pectoraldorn direkt anliegende ist der größte und besitzt einen Fortsatz, der in eine entsprechende Vertiefung des Bruststachels greift (vgl. Fig. 7). Dieser Mechanismus ist als eine Sperrvorrichtung aufzufassen insofern, als der Fortsatz des Basale I bei der Spreizung des Pectoraldorns als Riegel funktioniert. Das Basale I ist aus diesem Grunde stärker entwickelt als die andern. Außerdem möchte ich noch auf eine besondere Einrichtung hin-

weisen, die ich in der Literatur nicht vermeldet finde. Es liegt nämlich unter den Basalia I und II noch eine ovale Knochenplatte (Textfig. 23 *Knpl*), welche beide Knochen verbindet. Offenbar wird dadurch eine Steigerung der Stützfunktion bezweckt. Den Basalia II und III vorgelagert sind zwei weitere Basalia II′ und III′, die zweite Reihe. Ihnen sitzen die Flossenstrahlen auf. Das Basale I′ fehlt. — Auf den feineren Bau der gegliederten Flossenstrahlen will ich nicht weiter eingehen. Dagegen ist der Pectoraldorn und der damit im Zusammenhang stehende höchst eigenartige Bau des Gelenkes noch kurz zu behandeln.

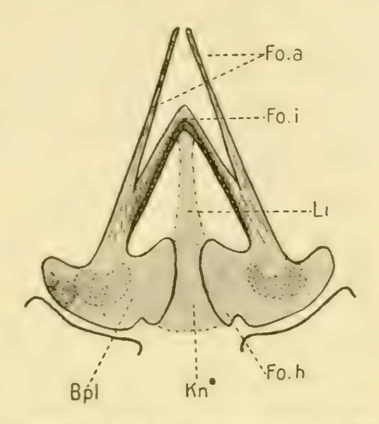
Der Pectoraldorn zeichnet sich vor den übrigen Flossenstrahlen dadurch aus, daß er völlig verknöchert ist und die andern an Stärke weit übertrifft. Am äußeren und inneren Rand (Fig. 7) ist er mit sehr feinen, aber trotzdem kräftigen Widerhaken versehen. Kompliziert ist der Gelenkkopf. Er trägt außen einen massiven, halbkreisförmigen Wall mit einem vorspringenden Wulst und radiär gestellten Furchen. Dieser erhabene Rand rollt in der Gelenkgrube der Supraclavicula, die eine entsprechende Vertiefung dafür aufweist. Der nach innen gekehrte Teil des Gelenkkopfes läuft in zwei Zacken aus. Die dadurch entstehende Lücke ist von großer Bedeutung. Bei der Seitwärtsstellung des Dornes greift nämlich ein Fortsatz der Interclavicula in diese Lücke ein und verhindert sowohl eine Vorwärts- als auch eine Rückwärtsbewegung. Diese wird erst bedingt durch eine Verschiebung der Drehungsebene, wobei die Lücke gewissermaßen um den Fortsatz herum geführt wird. — Es verdient gewiß besondere Beachtung, daß bei Saccobranchus zwei räumlich getrennte Mechanismen als Sperrvorrichtung an einem Organ funktionieren.

d) **Beckengürtel** (Textfig. 24).

Der Bau des Beckengürtels ist sehr einfach. Er besteht jederseits aus zwei Basalplatten mit zwei großen vorderen Fortsätzen. Während die inneren derselben verwachsen, sind die äußeren frei, treten jedoch nahe aneinander. Die Basalplatten bestehen nur zum geringen Teil aus Knochen (punktiert); sie schließen nicht eng aneinander, sondern sind durch eine knorpelige Zwischenlage getrennt. Die hinteren Fortsätze der Basalplatten sind nur schwach entwickelt. Von der Vereinigung der inneren Fortsätze zieht ein starkes Ligament nach den vorderen Enden der Basalplatten. Dem Hinterrande der letzteren sind die sechs Strahlen unmittelbar angegliedert.

2. Vergleichend-anatomischer Teil.

Als Prinzip zur Einteilung der Siluroiden in Unterfamilien benutzt GÜNTHER in erster Linie die verschiedene Ausbildung der Dorsalflosse. Für die praktische Bestimmung ist dies ohne Zweifel ein bequemer Weg. Das Prinzip hat auch seine theoretische Berechtigung: die primitiven Welse werden höchstwahrscheinlich eine vom Kopf bis zum Schwanz reichende Rückenflosse besessen haben (vgl. KOSCHKAROFF). GÜNTHER faßt die rezenten Welse mit einer solchen Dorsalflosse zu der Gruppe der Siluridae homalopterae zusammen und führt sie als erste Unterfamilie an. Nun gibt es aber unter den rezenten Siluroiden Formen, die einer anderen Gruppe angehören, aber zweifellos eine viel tiefere Organsation aufweisen: die Loricariae (vgl. Anmerk. p. 496). Dennoch besitzen sie nur eine kleine Dorsalflosse. Zwar ist dies offenbar eine sekundäre Erwerbung. Es spricht aber diese Tatsache dafür, daß einem einzigen Merkmal allein phyletisch kein hoher Wert beizulegen ist. Ob eine Erscheinung als primär oder sekundär anzusehen ist, läßt sich ja ohne weiteres nicht entscheiden. — Ein weiter von GÜNTHER berücksichtigtes Moment wäre die verschiedene Ausbildung der Caudalflosse. Es gilt für sie aber dasselbe wie für die Dorsalflosse. Der phyletisch ältere Zustand ist nach KOSCHKAROFF der abgerundete Schwanz, wie ihn auch Ganoiden (Amia) aufweisen. Hier zeigen sich auf den ersten Blick auch Widersprüche: einmal kennen wir primitive Formen mit geteiltem Schwanz (Loricariae), andererseits phyletisch junge mit ungeteiltem Schwanz (Silurus).



Textfig. 24. Beckengürtel. *Bpl* Basalplatte; *Fo.a* äußere Fortsätze; *Fo.h* hinterer Fortsatz; *Fo.i* Vereinigung der inneren Fortsätze; *Kn** knorpelige Zwischenschicht; *Li* Ligament. Vergr. 7 : 1.

Diese beiden Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, daß bei der Fixierung der systematischen Stellung man sich nicht auf einige wenige Kriterien allein stützen darf. Um den Grad der Verwandtschaft genauer angeben zu können, ist es erforderlich, möglichst viele Vergleichspunkte heranzuziehen.

Der Weg, den ich dabei einzuschlagen habe, ist folgender. Einmal ist das Verwandtschaftsverhältnis von Saccobranchus zu Clarias und Silurus, den nächsten Vertretern im System, zu prüfen. Andererseits dürfen aber die Beziehungen zu den übrigen, nicht in die beiden Gruppen gehörenden Welsen, nicht außer Acht gelassen werden. Angewiesen bin ich vor allem auf die Arbeiten von JAQUET [18]), KOSCHKAROFF [19]), SCHELAPUTIN [33]) und PARKER [29]). Erstere befaßt sich nur mit Silurus glanis und ist rein deskriptiv; vergleichend-anatomische Bemerkungen sind sehr spärlich. Da die Figuren nicht einheitlich bezeichnet sind, so ist die Übersicht außerordentlich erschwert. Auch KOSCHKAROFF befaßt sich mit Silurus glanis. Der ebenfalls von demselben Autor untersuchte, in die Gruppe der Siluridae heteropterae gehörende Eutropius scheidet für unsere Betrachtung aus, wie ich gleich vorwegnehmen will, da er sich noch weiter als Silurus von Saccobranchus entfernt. Dagegen sind die Beziehungen zu Synodontis, einem Halbpanzerwels aus der Gruppe der Stenobranchiae, näher angedeutet. Auch ist manchmal das Verhältnis zu dem von MURRICH [26]) untersuchten Amiurus (Siluridae proteropterae) gestreift. Zur Übersicht habe ich die wichtigsten Beziehungen unter den fünf Siluroiden in einer Tabelle zusammengestellt (p. 507).

a) Flossen.

Beginnen wir im Anschluß an obige Ausführungen die vergleichend-anatomischen Betrachtungen mit dem Bau der Flossen, so wäre folgendes zu sagen: In bezug auf die Caudalflosse weisen Clarias, Saccobranchus und selbst Silurus den ursprünglichen Zustand auf: sie ist abgerundet. Merkwürdigerweise verhält sich hier Synodontis anders; er zeigt bereits die für die meisten Welse charakteristische gabelteilige Flosse auf. Sind somit in dieser Richtung Unregelmäßigkeiten im Verlauf der phyletischen Entwicklung zu verzeichnen, so lassen sich andererseits die Verhältnisse an der Dorsalflosse der vier Vertreter ohne Mühe in eine fortlaufende Reihe bringen. Clarias besitzt als Ältester die ununterbrochene, vom Kopf bis zum Schwanze reichende Flosse. Schon bei Saccobranchus ist eine starke Reduktion eingetreten. Die Anzahl der Strahlen beträgt nur noch 7—8. Noch weiter ist sie reduziert bei Silurus (4). Bei dem zur selben Gruppe gehörenden Hemisilurus ist die Dorsalflosse überhaupt nicht mehr vorhanden. (Auch Synodontis macht keine Ausnahme; er hat 8 Strahlen, darunter einen Dorn.)

	Caudalflosse	Dorsalflosse	Supraethmoid + Os rostri	Supraethmoid + Ectethmoid	Vordere Fontanelle	Adnasale	Supramaxillare	Vomer	Pterygoidea	Opisthoticum	Stylohyale	Basioccipitale an Wirbelsäule	Rudimentärer Wirbel	Posttemporale an Schädel	Anzahl Wirbel verschmolzen	Innere Fortsätze des Beckens
Clarias	rund	vom Nacken bis Schwanz	verwachsen	durch Naht verbunden	geteilt	+	+	Queräste, bezahnt	2	stark reduziert	—	Naht	+	Naht	2	verbunden
Saccobranchus	rund	kurz 7 (8)	verwachsen	durch Parietofrontale getrennt	ungeteilt	+	+	Queräste, bezahnt	2	—	reduziert	Naht	+	Naht	3	verbunden
Silurus	rund	kurz 4	verwachsen	durch Parietofrontale getrennt	geteilt	— (?)	—	Queräste, bezahnt	1	+	+	konkave Gelenkfläche	—	Bindegewebe	3	getrennt
Synodontis	gegabelt	kurz $^1/_7$	frei	?	geteilt	+ (?)	—	kaum Queräste, unbezahnt	1	+ groß	+	Naht	+	Naht	4	verbunden
Amiurus	fast rund	kurz	verwachsen	getrennt	geteilt	+	—	unbezahnt	1	—	+	konkave Gelenkfläche	—	Naht	4	?

Läßt sich somit auf der einen Seite die Zugehörigkeit von Saccobranchus zur Gruppe der Siluridae heteropterae nach dem Bau der Dorsalflosse keinesfalls anzweifeln, so zeigt doch andererseits seine gesamte Organisation so hochgradige Übereinstimmungen mit Clarias, daß eine enge Verwandschaft zu diesem nicht abgeleugnet werden kann. GÜNTHER nennt Saccobranchus in der betr. Unterfamilie als erste Spezies, da er als einziger Vertreter derselben mit einem akzessorischen Atmungsorgan ausgestattet ist. Im folgenden soll nun nachgewiesen werden, daß ihm diese Stellung, d. h. zwischen Clarias und Silurus, auch auf Grund seines Skelettsystems anzuweisen ist.

b) Schädel.

Die große Ähnlichkeit zwischen Clarias und Saccobranchus spricht sich vor allem im Bau der Schädeldecke aus. Ich muß CUVIER und VALENCIENNES zustimmen, wenn sie sagen: „La ressemblance extérieure du crâne des Saccobranches avec les Clarias et les Hétérobranches dépend du développement des mêmes os.“ Das Supraethmoid ist bei beiden Formen gleichwertig. Das bei Synodontis noch selbständige und ungeteilte Os rostri, eine Verknöcherung des praenasalen Knorpels, ist bei Clarias und Saccobranchus ganz mit dem Ethmoid zum Supraethmoid verschmolzen und besitzt außerdem schon die für die meisten Welse charakteristischen seitlichen Fortsätze. Es ist aber noch deutlich der verschiedene Ursprung beider Komponenten erkennbar (Textfig. 10).

Vergleichend-anatomisch interessant sind die Parietofrontalia. Bei Synodontis haben Parietale und Frontale, wenigstens bei relativ jungen Exemplaren, ihre Selbständigkeit noch behalten. Bei Clarias und Saccobranchus sind sie zu einem paarigen Knochen verwachsen. Synodontis weist hier also einen primitiveren Zustand auf. Dagegen ist wieder zu betonen, daß der vordere Abschnitt des Parietofrontale bei diesem Siluroiden schon die Hautossifikationen verliert. In dieser Beziehung steht er also den nackten Welsen näher. — Das Parietofrontale verdient weitere Beachtung insofern, als es trotz der äußeren Ähnlichkeit zwischen Saccobranchus und Clarias ganz andere Lagebeziehungen zu den Nachbarknochen aufweist. Bei Saccobranchus umgreift nämlich das Parietofrontale auf beiden Seiten halbkreisförmig das Supraethmoid bis etwa zu seiner halben Länge. Dadurch wird das Ectethmoid vom Supraethmoid getrennt. Bei Clarias dagegen

ist dieses Vorspringen des Parietofrontale nur schwach angedeutet; das Supraethmoid ist mit dem Ectethmoid durch Naht verbunden. Demzufolge ist auch der Verlauf des Schleimkanals bei beiden Fischen ein verschiedener. Saccobranchus stimmt in dieser Beziehung mit Silurus überein, bei dem nur die Gestalt der Knochen erheblich abweicht. — Bei dieser Gelegenheit sei gleich auf das verschiedene Verhalten der vorderen, im Parietofrontale gelegenen Fontanelle aufmerksam gemacht. Saccobranchus nimmt hier eine Ausnahmestellung ein: die Fontanelle ist ungeteilt, während sie bei den drei anderen Formen durch eine Knochenbrücke in zwei mehr oder weniger weit voneinander getrennte Abschnitte gegliedert ist.

Große Ähnlichkeit zwischen Clarias und Saccobranchus besteht in der Ausbildung des Orbitalringes. Die verschiedene Angliederung des Infraorbitalringes bei Synodontis und Silurus an den Schädel, sowie die abweichende Gestalt der ihn zusammensetzenden Elemente sei nur erwähnt. Das Vorkommen eines kleinen, vor dem Praemaxillare gelegenen Knochens finde ich bei Koschkaroff nur in der Beschreibung von Clarias verzeichnet, nicht bei den übrigen Welsen: es ist dies das Adnasale. Dagegen wird dieser Knochen erwähnt von Murrich für Amiurus. Für Silurus muß ich die Frage offen lassen; jedenfalls läßt sich aus der Beschreibung von Jaquet nicht auf das Vorhandensein dieses Knochens schließen, da überhaupt keine Orbitalknochen bezeichnet sind. Nach der Abbildung zu urteilen, die Koschkaroff von Synodontis gibt, scheint er sich hier vorzufinden. — Das Vorkommen eines Supramaxillare ist mir nur noch bei Clarias bekannt (Schelaputin, Koschkaroff). Auch Murrich erwähnt diesen Knochen nicht. — Im Bau der Nasalia entfernt sich Saccobranchus nicht vom allgemeinen Typ. Bei Clarias sind sie dagegen viereckig. Bei Silurus sind sie zwar länglich, aber bedeutend stärker entwickelt als bei Saccobranchus, besitzen außerdem eine Reihe von Ausbuchtungen.

Für den Vomer gilt ähnliches wie für das Parietofrontale. Bei Synodontis weist er kaum die für die übrigen Welse charakteristischen seitlichen Fortsätze auf, die ihm sonst ein ankerförmiges Aussehen verleihen; auch ist er noch unbezahnt. Clarias, Saccobranchus und Silurus verhalten sich normal.

Wichtige Beziehungen ergeben sich weiter aus dem verschiedenen Verhalten der Pterygoidea. Allgemein kommt den

Siluroiden nur ein Pterygoidelement zu. Eine Ausnahme macht darin, nach den Angaben von KOSCHKAROFF, nur Clarias. Dasselbe vermag ich aber auch für Saccobranchus zu konstatieren. Ecto- und Entopterygoid sind durch Zackennaht miteinander verbunden, eine Verschmelzung zu einem Komplex tritt nicht ein. Dieses Verhalten ist offenbar als primitiv zu bezeichnen.

Was die flügelförmigen Verbreiterungen im hinteren Drittel des Parasphenoid anbelangt, so stellen diese höchstwahrscheinlich das auch bei anderen Welsen mit dem Parasphenoid eng verwachsene Basisphenoid vor, das vorn mit dem Alisphenoid und dem Prooticum die Öffnungen des N. trigeminus begrenzt.

Auch in bezug auf die Begrenzung der Schädelhöhle ist bei Saccobranchus nichts Besonderes zu bemerken. Sie ist nicht auf die Region der Occipitalia und Otica beschränkt, sondern setzt sich weit nach vorn bis in die Ethmoidregion fort. Als allgemeines Charakteristikum des Schädels ist noch hervorzuheben, daß der Verknöcherungsprozeß, wie bei den meisten Welsen, hier außerordentlich weit vorgeschritten ist; nur geringe Reste in der Ethmoidregion bewahren den ursprünglich knorpeligen Zustand. Die Wandungen der vorderen Schädelhöhle werden gebildet von dem Alisphenoid und dem Orbitosphenoid. Die Orbitosphenoidea verschmelzen unter dem Parasphenoid zu einem unpaaren Stück und bilden in der Medianen einen großen Kanal. — Bei dieser Gelegenheit muß ich auf die Arbeit von JAQUET[18]) zurückkommen. Aus einem mir unbegreiflichen Grunde bezeichnet er die Orbitosphenoidea als Alisphenoidea und umgekehrt. Es handelt sich hier nicht etwa um einen Druckfehler in den Figuren; die Umkehrung der Bezeichnung findet sich auch im Text.

Schwierigen Verhältnissen begegnen wir in der Region der Otica. Im allgemeinen sind folgende Knochen vertreten: 1. Sphenoticum, 2. Prooticum, 3. Pteroticum, 4. Opisthoticum. Mit dem Pteroticum meist zu einem Knochen verwachsen sind die als solche nicht mehr erkennbaren Epiotica. Die Opisthotica scheinen bei den Siluroiden sehr variabel in bezug auf Form und Größe zu sein, ein Umstand, der meines Erachtens noch nicht genügend hervorgehoben ist, auch von KOSCHKAROFF nicht.

Die Opisthotica sind bei Synodontis groß, ebenso sind sie bei Silurus deutlich erkennbar, wenn auch ihre Gestalt eine sehr unregelmäßige ist. SCHELAPUTIN erwähnt sie dagegen nicht bei

Clarias. Koschkaroff will sie aber als von Knorpel völlig umgebene und somit selbständige Knochen identifiziert haben: „Dasselbe stellt einen kleinen, in dem von den Exoccipitalia, dem Supraoccipitale und den Epiotica gebildeten Winkel eingelagertes Knöchelchen dar.“ An den von mir untersuchten drei Saccobranchen habe ich ein derartiges Gebilde nicht gefunden. Koschkaroff schreibt weiter: „An dem von Schelaputin präparierten und auseinandergenommenen Schädel fehlt dieser Knochen ganz.“ Danach scheint das Opisthoticum bisweilen auch bei Clarias zu fehlen. Es liegt somit bei einigen Halbpanzerwelsen die Tendenz vor, die Opisthotica rückzubilden. Saccobranchus hätte also schon das Endstadium erreicht. Es ist dies wohl nur so zu verstehen, daß dieses Element mit den benachbarten Knochen mehr und mehr verschmilzt. In der Tat finden sich bei Saccobranchus sowohl im Basioccipitale als auch im Exoccipitale Otolithen, im ersteren die beiden länglichen Sagitta, im letzteren ein ovaler Asteriscus. — Auch Murrich hebt das Fehlen eines Opisthoticum bei Amiurus hervor.

c) Viszeralskelett.

Auch das Viszeralskelett müssen wir in den Kreis unserer Betrachtung ziehen. Es finden sich hier nicht nur einige Besonderheiten, sondern es sind auch Irrtümer in der Literatur aufzudecken.

Am Zungenbeinbogen ist das Vorhandensein oder Fehlen des Stylohyale von Bedeutung. Nach Koschkaroff fehlt ein solches bei Clarias, kommt jedoch vor bei Synodontis und Silurus. Saccobranchus nimmt hier eine Zwischenstellung ein. Das Stylohyale ist zwar vorhanden, aber sehr reduziert. Die Anzahl der Basihyalia, unter denen man ein Hypohyale und ein Basihyale unterscheiden kann, ist bei allen vier Formen zwei. Nur Loricaria hat ein Basihyale.

Im Bau der Kiemenbögen kommen einzelne unwesentliche Abweichungen bei der Bildung der oberen Schlundknochen vor, die wir aber übergehen wollen. Dagegen ist es notwendig, die Verbindung zwischen Zungenbeinbogen und Kiemenbogen etwas eingehender zu betrachten. Leider lassen mich hier die Literaturangaben fast ganz im Stich. Es liegen mir nur vor die Beschreibungen von Jaquet und Murrich, sowie einige Bemerkungen von Schelaputin. Letzterer erwähnt nichts von einem Os entoglossum bei Clarias, beschreibt dafür aber das Uro-

hyale näher. In bezug auf letzteren Knochen stimmen danach Clarias und Saccobranchus überein. Interessant ist nun, daß JAQUET das Urohyale überhaupt nicht nennt, dafür aber einen entsprechenden Knochen als Os entoglossum beschreibt und auch abbildet. Dieses ist aber offenbar nicht als erste Copula, wie es JAQUET tut, sondern als Urohyale aufzufassen. Die erste Copula, im Sinne dieses Autors verstanden, wird nämlich nur von der dorsalen Crista des Urohyale gebildet, die hier also dieselbe Rolle spielt wie bei Saccobranchus der gabelförmige Aufsatz. Außerdem ist zu berücksichtigen, daß auch bei Silurus die vierte Copula (im Sinne von JAQUET) höchstwahrscheinlich aus zwei Elementen besteht, wie aus der Beschreibung und Abbildung hervorgeht. Zwar bestehen hinsichtlich der Gestalt des Urohyale erhebliche Unterschiede zwischen Silurus und Saccobranchus, doch ist sie prinzipiell dieselbe. Die seitlichen Fortsätze sind stark reduziert, der mittlere ist bedeutend kürzer, dafür aber massiger. Die Bezeichnung Os entoglossum für den dorsalen Aufsatz des Urohyale ist insofern berechtigt, als er außer der schon erwähnten Funktion noch der Zunge als Stütze dient. Jedenfalls aber ist es falsch, diesen Teil des Urohyale als erste Copula zu deuten oder sogar den ganzen Knochen als solche aufzufassen (JAQUET).

d) Wirbelsäule.

Der rudimentäre erste Wirbel von Saccobranchus ist dadurch vergleichend-anatomisch interessant, daß er sich nur noch bei Clarias und Synodontis findet, nicht bei Silurus, auch nicht mehr bei Amiurus. Damit im Zusammenhang steht eine weitere wichtige Beziehung: die verschiedene Verbindung der Wirbelsäule mit dem Schädel. Bei Clarias, Saccobranchus und Synodontis geschieht sie durch Naht, bei Silurus und Amiurus durch die für die Fische typische konkave Gelenkfläche.

Kurz sei noch auf folgendes hingewiesen: Das Foramen magnum (Textfig. 18 *B*) ist, wie sich KOSCHKAROFF ausdrückt, doppelt; auch bei Saccobranchus. Es ist dies darauf zurückzuführen, daß von den Exoccipitalia plattenförmige Fortsätze ausgehen, die in der Mitte zusammenstoßen. KOSCHKAROFF hält die Ansicht von SCHELAPUTIN, daß die untere Öffnung mit dem Gehörorgan in Verbindung steht, für „gänzlich unbegründet" und begnügt sich zu sagen: „von unbekannter Bedeutung". SCHELA-

PUTIN behält aber doch Recht. Es stellt dieser Raum zweifellos einen Teil des WEBERschen Apparates dar (vgl. auch MURRICH: Amiurus), und zwar ist es der Sinus impar.

Eine vergleichend-anatomische Betrachtung des Wirbelkomplexes will ich schon aus dem Grunde nicht anschließen, weil man sich über die Bedeutung einzelner Knochen noch völlig unklar ist. Eine befriedigende Lösung dieser Frage kann nur unter Hinzuziehung der Entwicklungsgeschichte erzielt werden. Ich will nur hervorheben, daß bei Clarias zwei Wirbel zu einem Komplex verwachsen, doch behalten dieselben ihre Selbständigkeit. Bei Silurus vereinigen sich drei Wirbel zu einem Komplex bei Synodontis vier.

Eine vielfach bei Welsen sich findende Eigentümlichkeit ist bei Saccobranchus nicht vorhanden (auch nicht bei Clarias und Silurus): die Verwachsung der Interspinalia (Internotalia, BRÜHL) einer Anzahl dermaler Knochenplatten zur Verlängerung des Schädeldaches nach hinten (Synodontis).

Auch bei der Behandlung des Endteils der Wirbelsäule kann ich mich kurz fassen, zumal ich nur Silurus bzw. Amiurus zum Vergleich heranziehen kann. Während bei Saccobranchus die Neurapophysen und Hämapophysen des vorletzten Wirbels zweiteilig sind, sind sie bei Silurus durchaus normal. Der Neuraldorn des letzten Wirbels ist bei Saccobranchus frei, bei Silurus noch mit dem Wirbelkörper verbunden.

e) Schultergürtel.

PARKER findet bei Clarias hinter der auf der Interclavicula senkrecht stehenden Platte (Crista) die Reste des Coracoids und am Außenrande der Interclavicula die ebenfalls stark reduzierte Scapula. Dagegen fehlt hier die Knochenbrücke vollkommen. Bei Saccobranchus sind beide Elemente nicht mehr von dem übrigen Schultergürtel zu unterscheiden. Wenn man nun erwägt, daß gerade die Knochenbrücke sich dort findet, wo normalerweise Coracoid und Scapula liegen, und weiter bedenkt, daß an der Knochenbrücke die Basalia artikulieren, so dürfte der Schluß nicht fern liegen, dieses neu auftretende Gebilde sich wenigstens zum Teil aus Coracoid und Scapula entstanden zu denken.

Wie liegen nun diese Verhältnisse bei Silurus? Den kurzen Angaben von KOSCHKAROFF entnehme ich, daß der Schultergürtel

„aus zwei an der Mittellinie untereinander verbundenen Bögen" bestehen soll. „Jeder dieser Bögen ist seinerseits durch eine sehr deutlich sichtbare Grenze in zwei Hälften geteilt." Aus der Beschreibung von JAQUET, sowie aus den Figuren dieses Autors scheint mir dies nicht hervorzugehen. Jedenfalls weicht Silurus in der Form des Schultergürtels erheblich von Saccobranchus ab, besonders ist der horizontale Teil desselben bedeutend schmäler. Trotzdem glaube ich, daß im Bau des Schultergürtels Saccobranchus und Silurus einander sehr nahe stehen. Es findet sich nämlich bei letzterem eine ähnliche Crista, die an ihrem äußeren Ende eine Knochenbrücke trägt. JAQUET nennt dies ganze Gebilde Cubito-Radiale, welches den Cubitus und Radius (Coracoid und Scapula) der andern Teleostier darstellen soll. Ein Teil desselben repräsentiert aber wahrscheinlich die Interclavicula. Mit dieser Einschränkung würde also auch hier die Knochenbrücke der Clavicula und Scapula entsprechen. — In bezug auf die Artikulation der Basalia scheint auch große Variabilität zu herrschen. PARKER beschreibt von Clarias nur zwei Basalia. Silurus besitzt dagegen nach JAQUET zwei Reihen. Die Anordnung derselben ist aber von der bei Saccobranchus verschieden. Bei Silurus ist das Basale I frei, II und III vereinigen sich; in der zweiten Reihe ist eine große Anzahl vorhanden, von denen die äußeren verwachsen. Das Basale I entsendet ebenfalls einen Fortsatz nach dem Pectoraldorn. Eine Sperrvorrichtung finde ich weder für Clarias noch für Silurus beschrieben. Dagegen verzeichnet MURRICH für Amiurus eine ganz ähnliche Einrichtung zwischen Pectoraldorn und Interclavicula. Die von mir oben beschriebene Sperrvorrichtung zwischen dem Basale I und dem Pectoraldorn fehlt jedoch bei Amiurus. — Synodontis habe ich nicht zum Vergleich heranziehen können, weil die Literaturangaben zu dürftig sind.

f) Beckengürtel.

Auch der Beckengürtel ist außerordentlich variabel. Im Bau desselben hält Saccobranchus etwa die Mitte zwischen Clarias und Silurus, neigt aber mehr zu ersterem. Die drei Halbpanzerwelse stimmen darin überein, daß die großen inneren Fortsätze in der Mitte zusammenstoßen, während sie bei Silurus frei endigen und mit den äußeren parallel laufen. Die Lage der inneren Fortsätze scheint mir für die Beurteilung daher von Bedeutung zu

sein. So weichen sie z. B. bei Arius, der von den Halbpanzerwelsen zu den nackten überleitet, nur wenig auseinander.

g) Zusammenfassung.

Fassen wir zum Schluß unserer Betrachtung die primitiven und neu erworbenen Charaktere zusammen:

1. Als den Halbpanzerwelsen eigentümliche und daher primitive Merkmale sind zu bezeichnen: a) die Verbindung des Schädels mit der Wirbelsäule durch Naht, b) der erste Wirbel ist rudimentär und liegt zwischen dem Basioccipitale und dem Wirbelkomplex, c) die Verbindung des Schultergürtels mit dem Schädel wird durch Naht vermittelt. — Die Ähnlichkeit mit Clarias spricht sich weiter aus in folgenden Punkten, die jedoch nicht immer als primär zu bezeichnen sind: a) das Vorhandensein von zwei Pterygoidelementen, b) das Fehlen oder die vollkommene Reduktion der Opisthotica, c) das ebenfalls rudimentäre oder gänzlich geschwundene Stylohyale, d) das Vorhandensein von Adnasale und Supramaxillare, e) die Form des Beckens, f) die Form der Caudalflosse (ausnahmsweise auch bei Silurus).

2. Demgegenüber stehen folgende, wahrscheinlich als sekundär erworben zu betrachtende Eigenschaften, die eine nähere Verwandtschaft zu Silurus und eine Gegensätzlichkeit zu Clarias ausdrücken: a) die Rückbildung der Dorsalflosse, b) die Trennung des Supraethmoid von dem Ectethmoid durch das Parietofrontale, c) die Ähnlichkeit im Aufbau des Schultergürtels (Knochenbrücke), d) vielleicht auch die Verschmelzung von drei Wirbeln zu einem Komplex.

Wägen wir auf Grund dieser Zusammenstellung das Verwandtschaftsverhältnis von Saccobranchus zu Clarias und Silurus in bezug auf das Skelettsystem gegeneinander ab, so kommen wir zu dem Schluß, daß Saccobranchus trotz der Zugehörigkeit zur Gruppe der Siluridae heteropterae zu Clarias bedeutend näher steht als zu Silurus. Auf keinen Fall aber können wir Saccobranchus als einen direkten Vorfahren nackter Welse, wie Silurus und Eutropius, ansehen. Er stellt vielmehr eine sich früh vom Hauptaste der Siluridae abzweigende Form dar, die vielleicht zu andern rezenten nackten Welsen aus der Gruppe der Siluridae heteropterae in nahen Beziehungen

steht. Diese Frage kann jedoch erst durch weitere Untersuchungen entschieden werden.

Vorliegende Arbeit ist angefertigt im Zoologischen Institut der Universität Jena. Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. PLATE, der mir die Anregung zu dieser Arbeit gegeben hat, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Auch bin ich ihm sehr verpflichtet für die Bewilligung von Mitteln, die es mir erlaubten, Saccobranchen im Aquarium zu halten. Desgleichen möchte ich nicht verfehlen, Herrn Privatdozent Dr. HASE für das meiner Arbeit entgegengebrachte fördernde Interesse meinen Dank abzustatten.

Literaturverzeichnis.

1) Bleeker, Atlas Ichthyologique des Indes Orientales Neerland.
2) Böhme, R., Über den Intestinaltractus von Clarias melanoderma Bleeker. Inaug.-Dissert., Bern 1904.
3) Boulenger, G. A., Fishes. The Cambridge Nat. Hist., Vol. VII, London 1904.
4) Burne, R. H., On the Aortic Arch System of Saccobranchus fossilis; in: Journ. Linn. Soc. London, Vol. XXV, Zool. 1896.
5) Collinge, E. W., On the Sensory Canal System of Fishes. Teleostei. Suborder A: Physostomi; in: Proc. Zool. Society, London 1895.
6) Cuvier et Valenciennes, Histoire naturelle des Poissons, Tome XV. Paris 1840.
7) Day, F., Observations on some freshwater fishes of India; in: Proc. Zool. Soc. London 1868.
8) Ders., The Fishes of India. 1878.
9) Dobson, G. S., Note on the respiration of some species of Indian freshwater fishes; in: Proc. Zool. Soc. London 1874.
10) Edinger, L., Über die Schleimhaut des Fischdarms, nebst Bemerkungen zur Phylogenese der Drüsen des Darmrohres; in: Arch. für Mikrosk. Anatomie, Bd. XIII, 1877.
11) Fritsch, G., Die äußere Haut und die Seitenorgane des Zitterwelses (Malopterurus electricus); in: Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wissensch. Berlin. 1886. I.
12) Goodrich, E. S., Cyclostomes and Fishes; in: Ray Lankester: A Treatise on Zoology. London 1909.
13) Günther, A., Catalogue of Fishes. Vol. V, London 1864.
14) Ders., Handbuch der Ichthyologie. Wien 1886.
15) Hase, A., Studien über das Integument von Cyclopterus lumpus L. Jena 1911.
16) Hasse, C., Anatomische Studien. Leipzig 1873.
17) Hyrtl, J., Zur Anatomie von Saccobranchus singio C. V.; in: Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wissensch. Wien, mathem.-naturwissensch. Klasse, Bd. XI, 1854.
18) Jaquet, M., Recherches sur l'anatomie et l'histologie du Silurus glanis L.; in: Arch. d. Sciences médicales. Bucarest 1898.
19) Koschkaroff, D. N., Beiträge zur Morphologie des Skelets der Teleostier. Das Skelet der Siluroidei; in: Bulletin de la Soc. Impér. d. Naturalistes de Moscou. Année 1905. Nouvelle Série. Tome XIX. Moscou 1907.
20) Kulczycki, W. und Nussbaum, J., Zur Kenntnis der Drüsenzellen in der Epidermis der Knochenfische. Bull. Acad. Cracovie, 1905. Anz. d. Akad. d. Wissensch. in Krakau 1905.

21) Leydig, F., Über die Haut einiger Süßwasserfische; in: Zeitschr. f. wiss. Zool. III. 1851.
22) Ders., Neue Beiträge zur anatomischen Kenntnis der Hautdecke und Sinnesorgane der Fische; in: Festschrift der Naturforscher-Gesellschaft, Halle 1879.
23) Ders., Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische; in Zool. Jahrb., Bd. VIII, 1895.
24) Macallum, A. B., Alimentary Canal, Liver, Pancreas and Air-bladder of Amiurus catus; in: Proc. Canad. Institute Toronto, N. S., Vol. II, 1884.
25) Maurer, Fr., Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895.
26) Murrich, J. P. Mc, The Osteology of Amiurus catus (L). Gill.; in: Proc. Canad. Instit. Toronto, N. S., Vol. II, 1884.
27) Ders., The Myology of Amiurus catus (L.) Gill.; in: Proc. Canad. Instit. Toronto, N. S.. Vol. II, 1884.
28) Oppel, A., Lehrbuch der vergleichenden mikroskop. Anatomie.
29) Parker, W. K., A Monograph on the Structure and Development of the Shoulder-girdle and Sternum in the Vertebrata. Ray Society, London 1867.
30) Pollard, H. B., The Lateral Line System in Siluroids; in: Zool. Jahrb. V, 1892.
31) Rauther, M., Die akzessorischen Atmungsorgane der Knochenfische; in: Ergebn. u. Fortschritte d. Zool., Jena 1910, II. Bd.
32) Sagemehl, M., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische III; in: Morph. Jahrb., Bd. X, 1885.
33) Schelaputin, Gr., Beiträge zur Kenntnis des Skeletts der Welse. (Das Cranium von Clarias); in: Bulletin de la Soc. Impér. des Naturalistes de Moscou. Année 1905, Tome XIX. Moscou 1906.
34) Schulze, F. E., Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. III, 1867.
35) Solger, B., Zur Kenntnis der Seitenorgane der Knochenfische; in: Zentralblatt für die mediz. Wissenschaften, 1877, Nr. 37.
36) Ders.; Zweite Abteilung über Seitenorgane der Knochenfische. Ibid., Nr. 45.
37) Studnička, F. K., Vergleichende Untersuchungen über die Epidermis der Vertebrata. Anat. Hefte, Abt. I, Bd. XXXIX, 1909, Heft 117.
38) Vogt und Yung, Vergleichende Anatomie II, 1894.
39) Weber, M., Eigentümliche Lagerung der Leber und Niere bei Siluroiden (Clarias); in: Zool. Ergebn. Reise Niederl.-Indien, Bd. I, 1891.
40) Wright, R., On the Skin and Cutaneous Sense Organs of Amiurus catus: in: Proc. Canad. Instit. Toronto, N. S., Vol. II, 1884.
41) Wyllie, J., On the Peculiar Structure of the Branchial Appendages in one of the Indian Siluridae (Silurus singio). Proceed. Zool. Soc. of London 1840, Part. VIII.

Erklärung der Tafelfiguren.

Buchstabenerklärung, gültig für Text- und Tafelfiguren.

Es sind in dieser Übersicht nur die häufiger in den Figuren vorkommenden Abkürzungen aufgeführt; die übrigen werden in den betr. Text- bzw. Tafelerklärungen angegeben. Die Tafelfiguren sind im Text nur mit Fig. bezeichnet, Textfiguren mit Textfig.

adn Adnasale
Afl Analflosse
art Articulare
atr Atrium
Ats Atemsack
bas Basale
b. h Basihyale
B. L Bauchleber
B. L. l linke Bauchleber
B. L. r rechte Bauchleber
B. N Bauchniere
b. occ Basioccipitale
c. br Ceratobranchiale
ch Chorda
c. h Ceratohyale
clav Clavicula
cop Copula
Cr Crista
D Darm
duod Duodenum
ect. ethm Ectethmoid
E. D Enddarm
ep. br Epibranchiale
ex. occ Exoccipitale
font. ant vordere Fontanelle
font. post hintere Fontanelle
G Gallenblase
H Haut
hyp. br Hypobranchiale
hyp. h Hypohyale
int. clav Interclavicula
int. clav. h horizontaler Teil der Interclavicula
int. op Interoperculum
K Kieme
Kat. 4 Kiemenarterie 4
Kbg Kiemenbogen
Kbl Kiemenblättchen
Kh Kiemenhöhle
Knbr Knochenbrücke
L. l linke Leber
L. r rechte Leber
M_{II} oberer Seitenmuskel
M_{III} unterer Seitenmuskel
M_{IV} großer Ventralmuskel
Mdfd Mandibularfaden
Mdg. Ats Mündung des Atemsackes
Mg Magen
Mh. B Boden der Mundhöhle
Mh. D Dach der Mundhöhle
mx Maxillare
Mxfd Maxillarfaden
N Niere
N. fac N. facialis
N. gloss N. glossopharyngeus
N. K Neuralkanal
N. opt N. opticus
N. trig N. trigeminus
N. vag N. vagus
oe Oesophagus
op Operculum
o. rst Os rostri
P Pankreas
pap. urog Papilla urogenitalis
pa. sph Parasphenoid
P. D Pectoraldorn
Pfl Pectoralflosse
pl_1, pl_2 Pleurapophyse 1 u. 2
pr. mx Praemaxillare
prnphr Pronephros
proot Prooticum
pr. orb Praeorbitale
pr. spin. 2 Processus spinosus des zweiten Wirbels
pr. tr. 1' Processus transversus des ersten Wirbels (?)
pter. ot Pteroticum
pt. t Posttemporale
pyl Pylorus
R. L Rückenleber
R. L. h Rückenleber, hinterer Teil
R. L. l linke Rückenleber

R. L. r	rechte Rückenleber	*sph. ot*	Sphenoticum
R. N	Rückenniere	*spr. clav*	Supraclavicula
R. N. l	linke Rückenniere	*spr. occ*	Supraoccipitale
R. N. v	Rückenniere, vorderer Teil	*spr. t*	Supratemporale
		subc. R	subcutaner Raum
rud. W	rudimentärer erster Wirbel	*sub. orb*	Suborbitale
		Vfl	Ventralflosse
S	Schwimmblase	*vom*	Vomer
Schl. ob	obere Schlundknochen	*vtr*	Ventrikel
Schl. unt	untere „	*Wk*	Wirbelkörper
Sk	Schwimmblasenkapsel	*Wkpl*	Wirbelkomplex
Sk. ob	obere Wand der Schwimmblasenkapsel	*Wkpl. h*	hinterer Wirbelkomplex
Sk. unt	untere Wand der Schwimmblasenkapsel	*Wkpl. v*	vorderer Wirbelkomplex

Fig. 1. Saccobranchus fossilis, von der Bauchseite geöffnet. *A* After. *I* Isthmus. *Kstr* Kiemenhaut mit Kiemenhautstrahlen. *mes* Mesenterium. *Mi* Milz. *ov. dextr* rechtes Ovar. *ov. sinistr* linkes Ovar. Vergr. 2 : 1.

Fig. 2. „Zwerchfell" und Wirbelkomplex mit verlagerten Eingeweideteilen. *Bw* Bauchwand. *V. hep* Vena hepatica. *Zw* „Zwerchfell". Vergr. 4 : 1.

Fig. 3. Darmtractus mit Anhangsorganen. *B. L. l** Fortsatz der linken Bauchleber. *F* Fett. Vergr. 4 : 1.

Fig. 4. Seitenansicht von Saccobranchus fossilis nach Abnahme der Körperhaut. *l. lat* Seitenlinie. *Mdg. Ats** Region der Mündung des Atemsackes. *Pfl** abgeschnittene Pectoralflosse. Vergr. $1\frac{1}{2}$: 1.

Fig. 5. *A.* Oberkiefer und Dach der Mundhöhle. *Mxfl* Maxillarfalte. *Ol* Oberlippe. *Sch. Sw* Seitenwand des Schädels (abgeschnitten). *Sy* Symphyse. Vergr. 4 : 1. — *B.* Unterkiefer und Boden der Mundhöhle. Bartfäden abgeschnitten. *Mdfl* Mandibularfalte. *Mw* Mundwinkel. *R* Reusenzähne. *Sy* Symphyse. *Uk* Unterkiefer. *Ul* Unterlippe. *Zu* Zunge. Vergr. 3 : 1.

Fig. 6. Schlundregion. *Ats** Eingang in den Atemsack (aufgeschnitten). *Kh** Eingang in die Kiemenhöhle. *Mschl* Mundschleimhaut. *oe. dors* dorsaler Oesophagus. *Schl. ob* obere Schlundknochen. Vergr. 4 : 1.

Fig. 7. Rechter Pectoraldorn. *A.* Innere Ansicht. *B.* Obere Ansicht. *Fo* Fortsätze. *Gr* Grube für Basale I. *Lü* Lücke. *Ra* erhabener Rand. *Wu* Wulst. Vergr. 5 : 1.

Beiträge zur Anatomie und Histologie von Tagelus dombeyi (Lamarck).

Von

Fritz Hoffmann aus Dorsten i. W.

Mit Tafel XII—XIV.

Einleitung.

Tagelus dombeyi ist zum erstenmal beschrieben von LAMARCK (vgl. 1818—35, 1818, p. 454, 1835, p. 58), als Solen dombeyi, zum zweitenmal von D'ORBIGNY (vgl. 1835—43, p. 524). Hier heißt sie Solecurtus dombeyi. Bei dem dritten der älteren Autoren, bei HUPÉ (1844—54, p. 366), hat sie den Namen Psammosolen dombeyi. Doch all diese alten Autoren haben sich beschränkt auf eine kurze, rein äußerliche Beschreibung, wie auch ihre Werke durchweg rein beschreibenden Charakters sind. In der modernen Systematik gehört Tagelus dombeyi zur Ordnung der Eulamellibranchiaten, zur Unterordnung der Myacea, zur Familie der Soleniden.

S. CLESSIN (S. CLESSIN, 1853) charakterisiert Tagelus dombeyi folgendermaßen: „Muschel sehr verlängert, wenig ungleichseitig, gerade, festschalig, mit schief abgestutztem, an den Ecken stark abgerundetem Vorderteile und gerundetem Hinterteile; Wirbel ziemlich hervortretend; Oberrand im hinteren Teile vom Wirbel ab gerade, im vorderen Teile sehr wenig eingesenkt; Unterrand in der Mitte etwas konkav; Ligament kurz, stark; Kardinalzähne in der rechten Schale zwei sehr kleine, in der linken Schale zwei stärkere, schief an der Schloßseite sitzende; Epidermis dunkel olivenfarbig; mit deutlichen Zuwachsstreifen und Jahresabsätzen; vom Wirbel ab laufen zwei violettrote Strahlen über die Schale.“ Dieser Charakteristik habe ich nichts Neues hinzuzufügen. Wie CLESSIN richtig bemerkt, haben die älteren Autoren in das Genus Solen sehr verschieden gestaltete Muscheln eingereiht. Heute jedoch ist dieses Genus in etwa 30 neue Gattungen aufgeteilt worden. Unter ihnen sind einige der

bekanntesten z. B. Solenocurtus, Cultellus, Ensis, Solen und endlich Tagelus. Diese von GRAY (vgl. FISCHER, Manuel de Conchyliologie 1887) im Jahre 1847 benannte Gattung Tagelus umfaßt wieder etwa 21 verschiedene Tagelusarten und hierunter vorliegende: „Tagelus dombeyi“ (vgl. Fig. 1).

Das Material zu meinen Untersuchungen über Tagelus dombeyi ist gesammelt auf der Halbinsel Tumbes bei Talcahuano, und Puerto Montt. (vgl. STEMPELL, Die Muscheln der Sammlung PLATE, 1899).

Die mikroskopischen Untersuchungen der Muschel erfolgten mittels lückenloser Schnittserien, zumeist Querschnittserien. Daneben war mir aber auch wegen der Größe mancher Exemplare eine makroskopische Untersuchung sehr zunutze.

An dieser Stelle kann ich es mir nicht versagen, dem Herrn Prof. Dr. STEMPELL, meinem hochverehrten Lehrer, der mich als erster in das Studium der Zoologie eingeführt hat und mir später bereitwilligst Material aus der „PLATE'schen Sammlung“ für eine wissenschaftliche Arbeit zur Verfügung stellte und mir stets mit Rat und Tat zur Seite stand, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Dem Assistenten des Herrn Prof. Dr. STEMPELL, dem Herrn Dr. JAKOBFEUERBORN, gebührt gleichfalls für seinen stets bereitwilligen Beistand inniger Dank.

Verdauungssystem.

Verlauf des Darmkanals.

Der Darmkanal tritt unmittelbar mit dem Ösophagus (vgl. Fig. 3 *oes*) in den Magen ein. Der Ösophagus ist hier sehr kurz, doch in transversaler Richtung doppelt so weit als der übrige Darmabschnitt. Nach Austritt aus dem Magen verläuft der „Magendarm“ (vgl. Fig. 3 *md*), der sich aus dem eigentlichen Darm und einem Kristallstielsacke zusammensetzt, in einem großen, nach vorn konkaven Bogen tief ventralwärts in den Fuß hinein. Der letzte Teil des Bogens läuft der Ventralseite mehr oder weniger parallel. Ziemlich genau in der Transversalebene der Mundöffnung geht der Magendarm unter Bildung einer scharfen Biegung in den Mitteldarm über, welcher dem Magendarm im großen und ganzen parallel verläuft, jedoch in der Mitte mehr nach hinten zurücktritt; und während er sich der Dorsalseite zuwendet, bildet er noch zwei kleine Schlingen und tritt jetzt ganz

bis an den Magen heran. In einer kleinen etwa rechtwinkligen nach hinten gerichteten Biegung verläßt der Darm den Fuß, durchbricht hier sofort das an der Dorsalseite gelegene Herz (vgl Fig. 3 *v*), bleibt noch eine Strecke der Dorsalseite parallel, um endlich den Adduktor posterior (vgl. Fig. 3 *ap*) zu umziehen, an dessen Ventralseite der After liegt (Fig. 3 *a*).

Histologie des Darmkanals.

Die Mundlappen, die seitlichen Auswüchse der deutlich erkennbaren wulstigen Lippen, sind auch bei vorliegender Muschel von dreieckiger Gestalt. Die Basis des Dreiecks beträgt nur ein Drittel von der Gesamtlänge der unter einem spitzen Winkel zusammenstoßenden Seiten. Wie bei vielen Muscheln sind auch hier die äußeren und inneren Flächen der Mundlappen verschieden gestaltet. Die ersteren nämlich sind glatt, die letzteren mit Leisten versehen. Das Epithel der leistentragenden Flächen stellt ein hohes, aus schmalen Zylinderzellen bestehendes Epithel dar, das mit langen, sehr feinen Wimpern besetzt ist. Eine Cuticula ist gleichfalls deutlich vorhanden. Die Höhe dieses Epithels ist nicht überall die gleiche, an den leistentragenden Stellen ist es häufig bedeutend höher. Das Epithel der glatten Fläche hat ein Drittel bis höchstens die Hälfte der Höhe der leistentragenden Fläche. Auch sonst ist die Höhe der Epithelien nicht überall gleichmäßig. Einen schroffen Übergang sieht man z. B. an der Basis der Mundlappen zwischen dem hohen prismatischen Epithel des äußeren und dem des inneren Mundlappens, wo an manchen Stellen die Epithelzellen noch kleiner sind als die des Epithels der glatten Fläche (Fig. 31). Außer dem Epithel zeigen die Mundlappen ferner noch ein zweites Charakteristikum der Lippen und auch des Ösophagus. Das ist die starke Ausbildung der Drüsen in den Mundlappen. Es sind zweierlei einzellige Drüsen hier vorhanden, wie sie bereits Thiele (vgl. 1886, p. 239—72) konstatiert hat, und zwar Becherzellen, wie Thiele sie nennt, die entweder sogenanntes Mucin oder eosinophile Granula enthalten. Beide Arten von Drüsen habe ich auch bei vorliegender Muschel feststellen können. Das Epithel der leistentragenden Fläche und vor allem auch das angrenzende Aufhängeband ist sehr stark von Mucindrüsen durchsetzt. An vielen Stellen, vor allem an den feinen aufgerollten Spitzen der Mundlappen, finden wir im Epithel zahlreiche Mucindrüsen, so daß die mit Hämatoxylin gefärbten Schnitte sich an diesen Stellen tief blau gefärbt haben. Auch

ganze Lager von zusammenhängenden Drüsen kommen vornehmlich zwischen den Leisten vor. Ausführungsgänge habe ich nur hier und da deutlich wahrnehmen können. Alle möglichen Entwicklungsstadien beider Drüsenformen sind deutlich zu erkennen. — Die große Kontraktionsfähigkeit der Mundlappen wäre nur am lebenden Material zu beobachten, auf sie schließen kann man aber auch beim konservierten Material aus der starken Muskulatur derselben. Alle Arten von Muskulatur sind hier vertreten. Stark ist die Längsmuskulatur ausgebildet. Auf Längsschnitten der Mundlappen sieht man ganze zusammenliegende Bündel von Muskelfasern, die unter dem Epithel von der Basis bis in die Spitze des Mundlappens hinein sich erstrecken, wie es auch List (vgl. List, 1902) von vielen Mytiliden angibt. Auch ist verhältnismäßig eine ungefähr parallel zum freien Rande des Mundlappens verlaufende Muskulatur gut ausgebildet. Thieles und Lists (vgl. Thiele, J., 1886, p. 239—72 und List, 1902, p. 248) Ausführungen über das Bindegewebe beim Mundlappen treffen auch hier bei Tagelus dombeyi zu. Langersche Blasen machen hauptsächlich das Bindegewebe aus. Der rundliche Kern liegt meistens zentral, wie List (vgl. List, 1902, p. 248) behauptet, jedoch habe ich auch Blasen gesehen, bei denen er der Wand anlag, wie es Thiele beobachtete (vgl. Thiele, 1886, p. 239—72). Nicht immer sind die Langerschen Blasen von feinen Protoplasmafäden, die List (vgl. List, 1902, p. 250) erwähnt, durchzogen, sondern es liegen auch gröbere Granula in der Blase ganz zerstreut umher.

Mit Blut sind die Mundlappen reichlich versorgt. Blutlakunen sieht man auf Schnitten überall im Mundlappen liegen, auffallend viele in den Leisten, während vor allem die glattere Fläche von regelrechten, scharfumgrenzten Blutgefäßen durchzogen ist (vgl. Fig. 31). Eine Hauptarterie habe ich sehr gut verfolgen können. Sie hat ihren Ursprung dorsalwärts der Basis der Mundlappen, nicht weit unter der cerebralen Ganglienmasse. Sicherlich ist diese Arterie ein Ast der vorderen Aorta. Sie verläuft dann weiter in den Mundlappen in der glatten Wand, dem Epithel direkt parallel bis fast in die Spitze hinein und ist ein eigenwandiges Gefäß, von dem noch kleinere Zweige unterwegs abgehen. Innerviert werden die Mundlappen vom Buccalganglion aus und zwar durch einen mächtigen Hauptnervenstrang, der durch die glatte Partie in dem Aufhängeband verläuft, von dem die einzelnen Leisten ihre querverlaufenden Seitenäste beziehen.

Der bekannte physiologische Zweck der Mundlappen, die Herbeischaffung der Nahrung, wird bei Tagelus durch folgende Gründe ersichtlich:

1. Die oben erwähnten Leisten erstrecken sich nicht bis zur Mundlappenachse resp. zum freien Dorsalrande, und es entsteht eine schwache, wulstförmige Erhebung. Indem dieser Wulst sich mit demjenigen des gegenüberliegenden Mundlappens dicht aneinander legt, entsteht eine fast vollkommen geschlossene Längsrinne an der Basis der Mundlappen, welche wohl hauptsächlich zur Fortbewegung der Nahrungspartikelchen dient.

2. Der innere Mundlappen reicht mit seiner Basis bis an die innere Kieme heran.

3. Da der äußere Lappen diesen unmittelbaren Konnex mit der äußeren Kieme nicht besitzt, so sind dafür die Ränder der Basis etwas verdickt und ziehen sich bis zur äußeren Kieme hin, zwischen sich wiederum eine Rinne bildend.

Ob die Funktion der Atmung bei den Mundlappen von Tagelus noch hinzukommt, möchte ich wegen der hochentwickelten und ganz freiliegenden Kiemen wohl nicht annehmen.

Wie bereits oben erwähnt, gleicht das Leistenepithel der Mundlappen dem der Mundlippen Die Epithelzellen der Lippen sind nur höher. Auch hier finden wir wieder unter dem Epithel der Ober- und Unterlippe ganze Lager von Drüsenmassen, die sich die ganze Lippe entlang ausdehnen. Man bemerkt im Innern einen intensiv gefärbten Kern und ein dichtes Netzwerk von Fäden mit kleinen Körnchen. Es sind das sicherlich wieder Mucindrüsenlager, von dem feine Ausführungsgänge in das Epithel hineingehen. Ferner ist das Epithel selbst wiederum von den einzelligen tief schwarz gefärbten Mucindrüsen, wie sie auch im Mundlappenepithel vorhanden sind, durchsetzt. Daneben kommen noch Drüsen vor, die von mehr länglicher Form sind. So erscheint das ganze Lippenepithel viel intensiver gefärbt als die darunter liegenden Lager von Drüsen. Das Lippenepithel geht nun einfach in das des Ösophagus über. Wir stehen hier jedoch an einer scharfen Grenze. Denn während das Lippenepithel vollständig glatt war, haben wir es im Ösophagus mit einem stark gefalteten Epithel zu tun, dessen Falten je nach der Größe der Exemplare noch verschieden hoch sind. Medialwärts nehmen die Falten im Ösophagus stets an Höhe zu, an den lateralen Seiten sind sie ganz verschwunden, so daß bei der dorso-ventralen Zusammendrückung des Rohres, das auf einem Querschnitt Ellipsen-

form zeigt, zwei laterale Längsrinnen sich herausgebildet haben. Es ist so auch die Höhe der Epithelzellen verschieden. Durchweg sind sie in den beiden lateralen Rinnen kleiner als die der Dorsal- und Ventralseite. Im allgemeinen sind die Epithelzellen des Schlundes bedeutend höher als die Lippenepithelzellen. Sie besitzen einen länglich ovalen Kern und feinkörniges Protoplasma. Dazwischen liegen dann in dem basalen Teile des Epithels noch lange ovale Mucindrüsen, die nur zuweilen feine Ausführungsgänge erkennen lassen (vgl. Fig. 5 *mu*). Auch kommen die bekannten, mit Granula angefüllten Drüsen wieder vor. In der gewaltigen Anzahl aber, wie sie List bei den Mytiliden gefunden hat, sind sie bei Tagelus nicht vorhanden. Ganz vereinzelt glaube ich auch die viel kleineren ganz an der Basis gelegenen Amöbocyten, wie List sie nennt, gefunden zu haben, (vgl. Fig. 5 *am*), angefüllt mit einer ungleichförmigen, braungelben Masse, in der ich keine Kerne gefunden habe. Meiner Meinung nach sind diese Gebilde sicherlich bisweilen einfach in das Epithel eingedrungene Fremdkörperchen, die sich mit einer oft scharf umgrenzten Drüsenschleimmasse umgeben haben und so den Schein von wirklichen Zellen erwecken; vielleicht sind es auch des öfteren einfach wandernde Blutkörperchen. Abgeschlossen wird das Epithel nach dem Lumen zu durch einen ziemlich breiten Cuticularsaum, auf dem dicht gedrängt die Cilien stehen. Den Ösophagus selbst umgrenzt eine dünne Basalmembran. An diese Membran schließt sich nach außen hin eine Schicht an von fast derselben Höhe wie das Epithel, die sich aus mehreren Teilen zusammensetzt (vgl. Fig. 5). Hauptsächlich ist es eine kräftige Ringmuskulatur, die in mehreren starken Bündeln von den beiden lateralen Körperwänden herkommt. Es sind Bündel, die von der Dorsalwand des Körpers zur Ventralseite der Ösophaguswand und umgekehrt ziehen. Den Raum zwischen den Muskelzellen füllen wieder die ganze Schicht die einzelligen, massenhaft vorkommenden Schleimdrüsen aus, die bereits am Munde erwähnt sind (vgl. Fig. 5 *drsch*). Hinzu kommt schließlich noch das Bindegewebe und Muskelzüge, die von der ventralen und der dorsalen Körpergegend ausgehen und die ganze Schicht senkrecht zur Ringmuskulatur durchqueren bis zur Basis der Epithelzellen hin.

Bevor ich nun zur Histologie des Magens übergehe, möchte ich zunächst noch auf die anatomischen Verhältnisse des Magens selbst und zugleich auf die des Kristallstielcoecums zum ent-

sprechenden Darmabschnitte näher eingehen. Wie früher schon erwähnt, geht der breite Ösophagus schnell in den Magen mit weiter Öffnung über. Es lassen sich nun beim Magen von Tagelus dombeyi, wie auch BLOOMER es bei seinen untersuchten Tagelusarten getan hat, verschiedene Abschnitte unterscheiden (vgl. BLOOMER, 1907):

1. die sogenannte „Ösophagealdivision". Sie hat bei vorliegendem Exemplar etwa eine Ausdehnung von gut $1\,^1/_2$ mm in der Länge;

2. den mittleren zentralen Abschnitt, die „Zentraldivision". Auch hier bei vorliegender Muschel ist dieser zweite Abschnitt durch eine muskulöse Rippe oder, wie es das englische Wort „ridge" gut wiedergibt, vom Ösophagealabschnitte getrennt. An dieser Stelle weitet sich der Magen vornehmlich nach der linken Seite hin. An der Dorsalseite der Zentraldivision hinter der genannten Rippe sitzt eine muskulöse Papille, wie BLOOMER sie nennt, von der eine zweite muskulöse Rippe ausgeht, die etwa von der Mitte der Dorsalwand nach hinten und rechts lateral quer durch den Magen sich hinzieht und an der Ventralwand des Magens endet. So wird ein schmaler sichelförmiger Teil in der Zentraldivision abgetrennt, die „Cardiacdivision";

3. die hinterste „Pyloricdivision", aus der der Magendarm entspringt. — Dieser Magendarm wird durch zwei sich gegenüberliegende Darmwülste in zwei an Größe verschiedene, miteinander durch einen Längsspalt in Verbindung stehende Halbrohre getrennt. Der größere und vordere Abschnitt ist das Kristallstielcoecum, der kleinere und hintere der eigentliche Darm. SABATIER (vgl. SABATIER, A., 1877, p. 1—132) nannte beide Teile zusammen „estomac tubulaire", den oberen „gouttière superieure" und den unteren „gouttière inferieure" und hielt sie für einen erweiterten Abschnitt des Magens. Die richtige Trennung des Kristallstielcöcums vom Darm hat zuerst PURDIE (vgl. PURDIE, A., 1887) vorgenommen. Das Kristallstielcoecum und der Darm bleiben so vereinigt bis zum distalen Ende (vgl. Fig. 3), wo das Coecum auf ein kurzes Stück selbständig wird (vgl. BLOOMER, 1903, p. 120, 1907, p. 220, 223.)

Das Epithel des Magens ist in seinen verschiedenen Abschnitten ein anderes als das des Ösophagus. Es ist zunächst höher, abgesehen von einigen Partien, wo es niedriger wird (vgl. Fig. 30). Ein anderer Unterschied besteht in dem Fehlen der Schleimdrüsen. An einzelnen Stellen allerdings war das Epithel

noch von Mucindrüsen durchsetzt, was man an der starken Färbung leicht erkennen konnte. Nunmehr möchte ich auf die histologischen Verhältnisse in den einzelnen Magenabschnitten etwas näher eingehen. — Das Epithel der Ösophagealdivision ist von ziemlich gleichmäßiger Höhe. Die Basis und der mit kurzen Cilien besetzte Cuticularsaum der Zellen sind in diesem Magenabschnitte zu erkennen. Übrigens ist hier das Epithel noch sehr hell gefärbt, und auch hier sind nirgendwo Schleimdrüsen zu finden. Mit der Erweiterung des Magens in seinem zweiten, mittleren Abschnitte verliert das Epithel sofort an Höhe, vornehmlich aber in der links liegenden Erweiterung des mittleren Teiles, wo es kaum noch halb so hoch ist. Von diesem Epithel, das an einigen Stellen bereits eine intensiv dunkle Farbe angenommen hat, geht schon die Abscheidung der Substanz der sogenannten „flèche tricuspide" aus. Das höhere, zuerst genannte Epithel hat sich im rechten Teile der Zentral- und vor allem ganz in der Cardiacdivision erhalten. Hinter der Cardiacdivision ersieht man aus den Schnitten, wie jetzt das Epithel so ziemlich überall den gleichen Charakter annimmt, nämlich den der Sekretion. Damit sind wir schon in die Pyloricdivision gekommen. Im vorderen Teile dieser Region wird die zur „flèche tricuspide" gehörige Masse an den lateralen und ventralen Seiten abgeschieden, etwas weiter hinten bildet sich besonders stark sekretorisch die rechte laterale und dorsale Seite aus, deren Zellen an der Grenze unvermittelt hoch prismatisch werden. Ventral kurz vor der Austrittsstelle des Magendarms befindet sich dasselbe hohe Epithel wie in dem sich hinter der Austrittsstelle erstreckenden Magenteile. Durch dieses an einzelnen Stellen hoch prismatisch gewordene Epithel und durch Stellen mit niederem Epithel, die die genannten Stellen voneinander trennen, haben sich an der Innenfläche verdickte Partien, Epithelkanten gebildet, worauf auch Igel bei seiner Phaseolicama (vgl. Igel, 1907, p. 18) hinweist. So sind es im letzten Magenabschnitte in seinem rechten Teile vornehmlich drei in der Längsrichtung des Tieres sich erstreckende Hauptkanten, die sich nach hinten zu allmählich wieder verlieren (vgl. Fig. 30). Die „flèche tricuspide" ist auch hier am höchsten, so daß diese Magenwandkanten ein gewisses Zentrum für die Ausscheidung der „flèche tricuspide" darstellen (vgl. Fig. 30). An einzelnen Stellen kann man deutlich sehen, wie sehr kleine Sekretkügelchen von den Epithelzellen abgeschieden worden sind, sie liegen häufig, in Klümpchen zusammengeballt, dem Außensaum der

Zellen so dicht an, daß die Cilien überhaupt nicht mehr zu sehen sind. Die daran grenzende jüngste Schicht der hyalinen „flèche tricuspide“ zeigt dann eine Verschmelzung von Kügelchen derselben Substanz. Die hellen Lücken, von denen das hohe Epithel überall durchspaltet wird, sind sicherlich als Kunstprodukt anzusehen. Sie müssen, meiner Meinung nach, beim Schneiden des Qbjektes wegen der den Außenflächen aufsitzenden starr gewordenen Masse entstanden sein. — Jeder Teil des Magendarms hat gleichfalls ein eigenes charakteristisches Epithel (vgl. Fig. 6 *emd*). Betrachten wir nun zunächst den kleinen eigentlichen Darmabschnitt (vgl. Fig. 6). Er besitzt ein sehr niedriges Epithel, das mit feinen dünnen Cilien besetzt ist, so daß an Stellen, wo nur der geringste Darminhalt sich angelegt hat, dieselben nicht mehr deutlich zu erkennen sind. Der Cuticularsaum wird ebenfalls nur als sehr zarte Linie sichtbar. Die kleinen Kerne sind ganz verschiedenartig gestaltet. Unter den feinen Chromatinstückchen scheint mir bei verschiedener Einstellung des Mikroskopes doch immer ein größeres zu sein. Ob das der von List vermißte Nucleolus ist, kann ich natürlich mangels besonderer Reaktionen nicht behaupten (vgl. List 1902, p. 271). Zwischen den einzelnen Epithelzellen treten hier wiederum ziemlich regelmäßig die bekannten einzelligen Mucindrüsen auf. Daß man an der Übergangsstelle zu den Wülsten mit List (vgl. List 1902, p. 271) ein besonderes neutrales Übergangsepithel unterscheiden müsse, erscheint mir durch die Tatsache nicht geboten. Es ist eben wegen der Unregelmäßigkeit der beiderseitigen Halbrinnen und der Wülste der Übergang bald ein schroffer, bald ein ganz allmählicher. Das Darmepithel erstreckt sich auch noch auf die Wülste hinauf und über deren Kanten eine Strecke hinweg. Erst an den dem Kristallstielsacke zugewandten Seiten der Wülste befindet sich ein charakteristisches Epithel, das auffallend ist sowohl durch seine Höhe als auch durch starke Färbbarkeit (vgl. Fig. 6 *epw*). Es bildet auf dem vorderen und hinteren Wulste ziemlich vorspringende kleine Leisten, die sich vielleicht bei dem Abschluß des Kristallstielcoecums aneinander legen (vgl. Fig. 6). Die langen Cilien sind äußerst fein und zart, der länglich ovale Kern besitzt viel Chromatin. Es leuchtet sofort ein, daß dieser Epithelabschnitt wieder der eigentlich sezernierende Teil, und zwar für den Aufbau des Kristallstiels ist. Bei den Querschnitten einer Serie war der Kristallstiel noch in dem kristallstielführenden Teile erhalten geblieben, wenn er auch durch die angewandten Reagentien etwas angegriffen war. Gerade aus

diesem Grunde war es, wir mir scheint, gut zu erkennen, daß er vollständig aus kleinsten Sekretkügelchen aufgebaut war, die man zugleich an dem hohen sezernierenden Epithel dicht angeklebt wiederfand. Eine Eigentümlichkeit, die auch List (vgl. List 1902, p. 271) angibt, sei noch erwähnt. Es ist die auffallend ungleiche Entwicklung des Epithels der beiderseitigen Wülste. Das sezernierende Epithel der einen Seite ist bei vorliegendem Tagelus breit und gut entwickelt, während das der anderen Seite nur bis auf ein paar wenige Zellen zur Entwicklung gekommen ist. Als Grund hierfür möchte ich eine lebhaftere Tätigkeit der einen Seite in der Abscheidung der Kristallstielsekrete annehmen. Erwägt man nun noch, daß die Bahn beider Wülste während des ganzen Verlaufes des Magendarmes sich in einer Schraubenspirale verändert, so wird, meiner Meinung nach, eben durch die intensivere Tätigkeit einer der beiden Seiten, im Verein mit dem Wimperschlag der Zellen, natürlich eine bessere rotierende Fortbewegung der neu abgeschiedenen Kristallstielmasse und somit auch des Kristallstieles selbst zustande kommen. Das Epithel des Kristallstielcoecums besitzt breite Zylinderzellen, die eine doppelt konturierte Cuticula und dicke, borstenförmige Wimpern aufweisen (vgl. Fig. 6). Das Protoplasma dieser Zellen hat sich fast gar nicht mit Hämatoxylin gefärbt, dagegen sehr stark einige Granula, die hin und wieder im Epithel im Zellplasma zu finden sind. Ich glaube nicht, daß diese nur vereinzelt vorkommenden Granula etwas mit dem Aufbau des Kristallstieles zu tun haben. Schließlich kommen, ganz unregelmäßig zerstreut zwischen den breiten Zellen des Coecums, noch feine sehr schmale, etwas schlauchförmige Zellen vor, worin sich das Protoplasma stärker gefärbt hat; diese kleinen Zellen scheinen mir nichts anderes als eine besondere Art von Mucindrüsen zu sein. Das Borstenepithel spielt, wie das ja auch andere Autoren angenommen haben, bei der rotierenden Fortbewegung des Kristallstiels, wie oben schon gesagt, eine Rolle. Endlich möchte ich an dieser Stelle noch auf die den Darm und vor allem die den Magen umgebende Basalschicht etwas näher eingehen. Da sie aus feinfaserigem, sehr festgefügtem Bindegewebe besteht, so wird sie an den betreffenden Darm- und Magenstellen die Magenwand in wirksamer Weise verstärken. Stark ist sie entwickelt, wo das Magenepithel verdünnt ist, sodann unter dem Epithel der Längswülste zwischen Kristallstielcoecum und Magendarm, in den Rippen der ventralen Magenwand, welche sie ganz ausfüllt, sowie in der Typhlosolis des

Dünndarmes. Wie es bei sehr vielen Mollusken vorkommt, so zeigt sich auch im Dünndarm von Tagelus dombeyi die ebengenannte „Typhlosolisbildung“. Histologisch sind beim Dünndarm wieder zwei verschiedene Epithelien zu unterscheiden. Zunächst ein höheres Flimmerepithel, das den Wänden der Typhlosolis aufsitzt und mit längeren feinen Wimpern bedeckt ist, und zweitens ein mit kurzen, dicken, borstenartigen, dicht stehenden Cilien besetztes, niedrigeres Epithel, das die über der Typhlosolis sich wölbende andere Wand auskleidet (vgl. Fig. 8). Die Kerne der Zellen sind länglich oval. Die Epithelien selbst sind vollständig mit Mucindrüsen durchsetzt, sowohl von den kleinen, tief blau sich färbenden als auch von den großen ovalen Drüsenzellen. An einzelnen Stellen bedecken sie mit einer solchen Fülle das Epithel, daß kaum noch Epithelzellen zu sehen sind, teilweise mit sehr schön zu beobachtenden, nach außen mündenden Ausführungsgängen (vgl. Fig. 9). — Der Enddarm behält anfänglich noch eine kurze Strecke die Typhlosolis bei, gleichfalls den Unterschied im Epithel. Auf der ganzen Strecke aber, auf der er zur Dorsalseite zurückkehrt, ist er breiter als der Dünndarm (vgl. Fig. 10). Die Typhlosolis ist hier verschwunden, das ganze Epithel ist leicht gewellt, und die verhältnismäßig langen Cilien stehen nicht so dicht gedrängt. An der Dorsalseite wird das Epithel des Enddarmes im allgemeinen noch niedriger. Mucindrüsen sind wiederum überall im Enddarm vertreten. An einer Stelle auf einem Abschnitte innerhalb des Herzens habe ich sehr schöne Drüsenformen mit körnigem Inhalt festgestellt (vgl. Fig. 12). Die Ringmuskulatur des Darmes (vgl. Fig. 12 *rm*) hat sich hier innerhalb des Herzens zu einer starken Ringmuskelschicht entwickelt, deren Stärke, wie STEMPELL (vgl. STEMPELL 1899, p. 131) bei Solemya angibt, ganz natürlich physiologisch dahin zu deuten ist, daß Kotstauungen innerhalb des Herzens schnell beseitigt werden. Hierzu möchte ich noch als weiteren Grund die Glätte und gleiche Höhe des Epithels und überhaupt der Darmwand innerhalb des Herzens hinzufügen (vgl. Fig. 10). Nirgendwo sind hier Darmwülste und Darmwandfaltungen zu finden. Der Darm zeigt hier auf Querschnitten eine vollständig kreisförmige Gestalt. Zur Basis des Epithels hin besteht die Ringmuskelschicht aus sehr dünnen, feinen Muskelfasern, die mehr einer feineren Bindegewebsschicht ähnlich sehen. Bei dieser Gleichmäßigkeit des Darmes und der umgebenden Muskelschicht sieht man auch an der Gestaltung des Darminhaltes, wie er durch gleichmäßige

Kontraktionen durchgeschoben, und auf diese Weise sicherlich eine Kotstauung vermieden wird. Über dem Adductor posterior ist der Darm in dorsoventraler Richtung platt gedrückt, das Afterepithel stark gefaltet.

Der Kristallstiel.

Den Kristallstiel habe ich makroskopisch sehr gut aus dem Kristallstielcoecum herauspräparieren können und habe ihn bei den hierauf untersuchten Exemplaren stets gefunden. Beim Einreißen des Coecums ist er leicht in einem Bogen herauszuziehen. Man findet ihn ohne Ausnahme weit in den Magen hineinragen. Bei der miskroskopischen Untersuchung kam es mir anfangs eigentümlich vor, daß er bei der einen Schnittserie vorhanden war, bei einer anderen wieder fehlte oder im Zerfalle angetroffen wurde. Der Grund hierfür kann in der verschiedenen Einwirkung der angewandten Reagentien liegen, er kann aber auch darin zu suchen sein, daß der Kristallstiel bei einzelnen Exemplaren schon vorher aufgelöst war. Seiner Substanz nach ist der Kristallstiel gallertartiger, elastischer, ziemlich heller, durchsichtbarer Natur. In absolutem Alkohol scheint er mir allerdings etwas dünner, aber fester zu werden. Deutlich ist überall auf den Schnitten seine konzentrische Schichtung zu verfolgen. Über die Entstehung des Kristallstiels möchte ich mich nur der Ansicht anschließen, daß er auf eine Sekretion der dunkel gefärbten Stellen der Epithelwülste des Magendarmes zurückzuführen ist. Ich habe schon oben darauf hingewiesen, wie oft Massen von kleinen Sekretkügelchen an dem betreffenden Epithel zu finden sind, und dieselben Sekretformen an der Peripherie der neuesten äußeren Kristallstielschicht. Die verschiedenen Ansichten über die Bedeutung des Kristallstiels hat u. a. auch List (vgl. List 1902) zusammengestellt, und es erübrigt daher, darauf einzugehen. Das von Stempell behauptete Wechselverhältnis zwischen „flèche tricuspide“ und Geschlechtsorganen habe ich auch feststellen können (vgl. Stempell 1899, p. 130, 131). Bei einem näheren Vergleiche zwischen der Massengröße der Geschlechtsorgane, der „flèche tricuspide“ und vielleicht auch der Kristallstielmasse eines und desselben Individuums ist es mir aufgefallen, daß letztere bei einem Weibchen mit gut entwickelten Geschlechtsorganen und bei einem gut entwickelten Männchen nicht so groß war, als bei einem männlichen Exemplar, wo der Hoden auf einer noch nicht hohen Entwicklungsstufe stand. Immerhin möchte ich mich mehr der allge-

meineren Meinung anschließen, daß der von den Epithelwülsten des Coecums abgeschiedene Kristallstiel durch den ständigen Borstenschlag nach dem Magen hin in Rotation gehalten wird, daß dort im Magen die Kristallstielsubstanz sich auflöst, mit der aufgenommenen Nahrung sich vermischt und dann den Weg durch die Leber nimmt, wo die Nahrung verdaut wird. Denn schon makroskopisch sieht man an dem Ende des Kristallstiels, das im Magen liegt, an der breiten, flachen, unregelmäßigen Bildung, wie er gleichsam hier ganz auseinander geflossen ist, um sich mit dem Mageninhalt zu vermengen. Phylogenetisch erscheint das noch nicht vollkommen vom Darm getrennte Kristallstielcoecum von Tagelus ein relativ primitives Stadium zu repräsentieren.

Die Leber.

Die Leber setzt sich aus einer großen Menge von verästelten Schläuchen zusammen (vgl. Fig. 7). Es liegen schon Teile von ihr dorsalwärts über dem Ösophagus, und indem sie nach und nach bei einem vorliegendem Weibchen die auch bereits schon aufgetretenen Ovarialschläuche mehr nach unten verdrängt, umgibt sie vollständig den vorderen Teil des Magens und reicht dort, wo der Magen ungefähr den Rücken des Tieres erreicht hat, bis auf die Hälfte des Fußes in diesen ventralwärts. An einigen Stellen, z. B. ganz an der Rückenseite und etwas lateralwärts, bleibt ein kleiner Teil der Ovarialschläuche eingeschaltet, bis in der Region des hinteren Abschnittes des Magens die Leber allmählich verschwindet und den Ovarialschläuchen Platz macht, die jetzt den ganzen Fuß ausfüllen. Histologisch sind auch hier bei der Leber die FRENZELschen Körner und Keulenzellen zu unterscheiden (vgl. FRENZEL 1886, p. 115 ff. und p. 171 ff.). Die langen, schmaleren Körnerzellen sind vollständig mit lichtbrechenden Kügelchen angefüllt, bei denen ich wegen ihrer einheitlichen und schwachen Färbung mit Hämatoxylin kaum die „Granula" konstatieren konnte, deren Vorkommen in ihnen neben FRENZEL und anderen auch STEMPELL angibt (vgl. FRENZEL 1886, p. 136 und STEMPELL 1899, p. 131 und 1898, p. 388). An ganz vereinzelten Stellen waren sie allerdings wohl zu erkennen. Die andere Art von Zellen ist viel breiter und enthält meistens einen großen kugeligen Sekretballen, der oft von einem hellen Hof umgeben ist. Die Entstehung dieses Sekretballens aus dem Protoplasma der Zelle und sein Weg bis in das Lumen der Drüse hinein sind sehr deutlich zu verfolgen. Wo die Vacuole die ganze

Zelle erfüllt, ist sie zum Kanallumen hin meistens sehr schmal geworden (vgl. Fig. 14). Die Größe der Zellen variiert innerhalb der vielen Schläuche sehr. Bisweilen sind die Körnerzellen sogar sehr breit, während auch andererseits die Keulenzellen wieder kleiner und schmäler sein können; die Zellen der Mündungskanäle sind viel vollgepfropfter mit Körnern. Die Kerne der Zellen sind fast stets an der Basis der Zelle anzutreffen. Wie der Darmkanal, so sind auch die Leberkanäle an ihrer Mündungsstelle in den Magen von einer kräftigen Ringmuskelschicht umgeben, die sich mehr oder minder deutlich auf die Endverästelungen der Leber fortsetzt. Das Epithel dieser Mündungen ist bewimpert. Bei vorliegender Muschel sind drei Hauptmündungen der Leber in den Magen vorhanden. Sie liegen alle drei an der Ventralseite des mittleren Magenabschnittes ziemlich in einer Transversalebene (vgl. Fig. 3 *lm*). Der von der rechten Seite herkommende Lebermündungslauf mündet mehr rechtsventral in den Magen. Die beiden anderen, von denen der eine direkt von dem ventral in den Fuß hineingehenden Teile der Leber und der andere von dem links vom Magen liegenden Teile herkommt, münden fast nebeneinander mitten unter dem Magen. Die Masse der „flèche tricuspide“ des Magens erstreckt sich noch weit in diese Mündungen der Leber hinein.

Nervensystem.

I. Die Cerebropleuralganglien (vgl. Fig. 2 *cpg*) sind auch bei vorliegender Muschel in typischer Weise gelegen. Sie liegen lateral von der Mundöffnung und umgeben mit der Cerebralkommissur in einem stark gekrümmten Bogen, der der dorsalen Wand des Ösophagus parallel verläuft, dorsal die Mundöffnung. Daß es sich hier wieder um zwei verschiedene Ganglien handelt, konnte man deutlich auf Querschnitten verfolgen, indem zwei aneinanderstoßende kreisrunde Ganglienmassen allmählich sichtbar wurden, und schließlich die medial gelegene verschwand (nämlich das Cerebralganglion). Gleichfalls war eine deutliche ventrale und dorsale Einkerbung zu sehen. Das mediale Cerebralganglion ist von runder Gestalt, das laterale Pleuralganglion mehr länglich gestreckt. Es ragt nämlich nach vorn etwas über das Cerebralganglion hervor. Von diesem Nervenzentrum gehen folgende Nerven ab:

1. Der Nervus pallialis anterior maior (vgl. Fig. 2 *npama*), der lateralwärts von der Ganglienfurche entspringt, also aus dem vorderen Teile des Pleuralganglions. Dicht hinter seinem Austritt entsendet dieser den nervus adductoris anterioris (vgl. Fig. 2 *naa*), der allmählich medial- und dorsalwärts verläuft und sich auch noch vor dem Eintreten in den ventralen Teil des vorderen Adductors verzweigt[1]).

2. Eine gute Strecke vor dem vorderen Adductornerven zweigt sich vom Nervus pallialis anterior maior ein Strang ab, der in den Mantel hineingeht und sich dort mehrmals gabelt. Der Haupt- und Nebenast erreichen den pallialen Ringnerven. Ein kleiner Zweig des Nebenastes verläuft sich im Mantel (vgl. Fig. 2).

3. Der Nervus pallialis anterior minor (vgl. Fig. 2 *npami*). Er entspringt lateral aus dem hinteren Teile der pleuralen Ganglienmasse und verläuft zum Ringnerven.

4. Das Cerebro-Pleuropedalkonnektiv (vgl. Fig. 2 *cppc*). Es kommt ganz hinten medial ventralwärts mitten aus der Furche zwischen Cerebral- und Pleuralganglion als ein dicker Nervenstrang hervor, der seinen Ursprung im Cerebralganglion zu haben scheint. Bei genauer Untersuchung sieht man aber seine Wurzel mitten aus der Cerebro-Pleurofurche kommen, so daß es also auch Nervenfasern vom Pleuralganglion beziehen muß. Von dem Kon-

---

1) Zieht man nun einmal das Nervensystem verwandter Soleniden zum Vergleiche mit dem Nervensystem von Tagelus heran, so ist das Habitusbild so ziemlich dasselbe. So finden sich in der Jenaer Zeitschrift von Rawitz (vgl. Rawitz, 1892) drei ganz gute Schemata der Nervensysteme von Solecurtus strigillatus, Solen siliqua, und aus der Familie der Myidae, von Mya arenaria. Wenn aber Rawitz bei Solecurtus strigillatus den vorderen zarten Muskelnerven sich auch zum Mantelnerven umbiegen läßt, so scheint mir das wohl ziemlich unwahrscheinlich zu sein. Die Schwierigkeit der Präparation, von der er selbst in dieser vorderen Partie spricht, wird ihn zu dieser Täuschung geführt haben, da es wohl unwahrscheinlich ist, daß so nahe verwandte Formen hierin voneinander abweichen sollen. Denn sicherlich wird auch hier der Nervus pallialis anterior maior, abgesehen von vielleicht noch anderen Nerven der vorderen Mantelpartie, nicht fehlen. Bei Solen siliqua und Mya arenaria z. B. hat Rawitz außer den kleinen vorderen Muskelnerven auch immer den vorderen Mantelnerven gefunden. Die zwei dünnen Nervenästchen, die hinten aus dem Visceralganglion dicht an der Medianlinie entspringen, über deren Innervationsgebiet Rawitz sich nicht definitiv entscheiden konnte, können meiner Meinung nach nichts anderes sein als die beiden hinteren Adductornerven.

nektiv geht bald nach seinem Ursprunge ein kleiner Nerv medianwärts in die obere Fußmuskulatur ab. Das Konnektiv selbst verläuft, abgesehen von einzelnen kleinen Biegungen, im großen ganzen gradlinig, schräg ventralwärts und mündet vorn dorsalwärts in das Pedalganglion. Das Cerebropleuralganglion und das Pedalganglion liegen ziemlich genau in einer Transversalebene untereinander.

5. Das Cerebro-Pleurovisceralkonnektiv (vgl. Fig. 2 *cpvc*). Es geht hinten als Verlängerung aus dem Pleuralganglion hervor und verläuft anfänglich in einiger Entfernung lateral, später mehr ventral lateral an den M. retractores pedis anteriores nach hinten durch die sich hier überall ausbreitenden Geschlechtsorgane, gleichfalls lateral am Magen entlang. Kurz vor dem äußeren Nierenporus dorsal von den vereinigten M. retractores pedis posteriores nähern sich die beiderseitigen Konnektive einander sehr stark. Ungefähr an der Stelle der größten Annäherung zweigt sich von dem in seinem letzten Abschnitte mächtig an Dicke zugenommenen Konnektiv ein kleiner Nerv ab, der, soweit ich es verfolgen konnte, Nervenfasern an den Nierenperikardialtrichter entsendet (vgl. Fig. 2 *nr*). Schon bald wendet sich das Konnektiv wieder eine Strecke lateral und dann mehr ventral medialwärts, sich der zweiten Nierenverbindung dorsal ganz anlehnend, bis es schließlich noch ein Stück vor dem Adductor posterior in das Visceralganglion übergeht, während sich die jetzt trennenden M. retractores pedis posteriores dorsalwärts wenden.

6. Der Nervus appendicis buccalis (vgl. Fig. 2 *nab*). Er soll weiter unten beim Buccalganglion besprochen werden.

II. Die Pedalganglien (vgl. Fig. 2 *pgl*) sind ganz miteinander verschmolzen und liegen ziemlich in der Mitte des Fußes. Die beiden Otocysten legen sich lateral an das Ganglion an, liegen aber nicht unmittelbar auf dem Ganglion selbst, sondern zwischen Ganglion und den Seitennerven, die hier aus der Wurzel des Cerebro-Pleuropedalkonnektivs hervorgehen und lateralwärts zur Randmuskulatur des Fußes ziehen. Aus dem Pedalganglion entspringen folgende Nerven:

1. Auf der Vorderseite unten an der Innenseite des Cerebro-Pleuropedalkonnektivs ein beiderseitiger Nerv, der an Stärke den oben zuletzt genannten Nerven ungefähr gleichkommt; er verläuft im ganzen nach vorn, schräg lateral dorsalwärts in die Fußmuskulatur hinein, sich anlegend an die Geschlechtsorgane und Blutlakunen.

2. Unten aus dem Pedalganglion ein beiderseitiger sehr starker Nerv, der schräg ventral tief in den Fuß hineingeht.

3. Ein Nerv unten aus der Mitte des Pedalganglions, der mir Nervenfasern von beiden Seiten des Ganglions zu beziehen scheint. Er geht ventral in den Fuß hinein.

III. Die Visceralganglien (vgl. Fig. 2 *vg*) liegen hinter dem Fuß unter dem Enddarm, den beiden getrennten Retractores pedis posteriores dicht an, unterhalb des letzten Teiles der Nieren. Die eigentlichen Visceralganglien sind vorn und hinten getrennt, in der Mitte verbunden. Außerdem liegen auf der hinteren Visceralganglienmasse zwei kleine Ganglienmassen, die möglicherweise als Rudimente von Parietalganglien aufzufassen sind. Diese den Visceralganglien buckelförmigen aufliegenden Ganglienmassen setzen sich noch ziemlich deutlich von den Visceralganglien ab und sind untereinander direkt durch Nervenfasern verbunden, welche in der Kommissur der Visceralganglienmasse verlaufen. Vielleicht sind diese Nervenfasern als eine Art von Kommissur der Parietalganglien anzusehen. Es gehen von den Visceralganglien folgende Nerven aus:

1. Der Nervus pallialis posterior (vgl. Fig. 2 *npp*). Er geht als sehr kräftiger Nervenstrang hinten aus dem Visceralganglion hervor und verläuft nach hinten lateral. Schon bald schickt er einen Nerven dem Adductor posterior zu. Dieser verläuft mit dem eigentlichen Nervus pallialis posterior parallel, bis dieser ungefähr die dorsal lateralen Kanten des Mantelrandes erreicht hat. Hier nun spaltet sich der Nervus adductoris posterioris (vgl. Fig. 2 *nap*) in einen inneren und äußeren Ast, die beide nach hinten dorsalwärts im Adductor posterior ansteigen. Der Nervus pallialis posterior selbst spaltet sich nach der Innenseite zu in zwei recht ansehnliche, ungefähr gleich starke Nervenstränge, die auch parallel miteinander nach hinten verlaufen. Sehr bald vereinigen sich diese Äste des Nervus pallialis wieder, und es gibt der wieder vereinigte Nervus pallialis posterior medial einen kleinen Nerven ab, der in die Analmuskulatur eindringt, wo er ein Ganglion bildet, das mit dem anderseitigen durch eine Kommissur verbunden ist, die dorsal über den Enddarm verläuft. Ich will dieses Ganglion als Analganglion bezeichnen und die Kommissur als Analkommissur (vgl. Fig. 2 *ag*). Ähnliche Ganglien sind von Stempell bei Solemya togata (Stempell 1899, p. 150) an dieser Stelle als hintere Tentakularganglien beschrieben worden und von Igel (vgl. Igel 1907, p. 37) gleichfalls eine als

Analganglion bezeichnete Verdickung eines feinen Nerven in der Analmuskulatur, der sich an den oben entsprechenden Stellen vom Nervus pallialis posterior abgezweigt hat. Von dem Ganglion gehen Nervenfasern, wie sie auch Igel (vgl. Igel 1907, p. 37) an dieser Stelle beschreibt, in die Muskulatur hinein. Auch ein dickerer dorsal vom Ganglion gelegener Nerv, wie ihn gleichfalls Igel gefunden hat, der zum dorsalen Mantelrande ansteigt, ist deutlich zu sehen. Sicherlich geht auch dieser Nerv vom Analganglion aus, was ich aber mit Bestimmtheit leider nicht feststellen konnte. Der Nervus pallialis posterior läuft endlich ventral in den Mantel hinein, wo er sich dann noch mehrmals spaltet und einen Zweig in die obere Muskulatur der hier neu angelegten Siphonen schickt (vgl. Fig. 2 *siphn*), einen zweiten in die untere Siphonenanlage und einen dritten in die noch ventraler liegende noch fest verbundene Mantelgegend. Der Hauptteil verläuft als hinterer Mantelnerv weiter und bildet mit dem Nervus pallialis anterior major den pallialen Ringnerven, der überall im Mantel ganglienartige Verdickungen und Verästelungen aufweist.

2. Der Nervus branchialis (vgl. Fig. 2 *nbr*). Er entspringt vorn am Visceralganglion an der lateralen ventralen Ecke und zieht lateral eine Strecke nach vorn, dorsal dem Körperepithel dicht anliegend und ventral der Niere. Nach Bildung des Osphradialganglions (vgl. Fig. 2 *osphrg*) geht er in die gemeinsame Ctenidienachse hinein, folgt ihr nach hinten und verzweigt sich schließlich in den Kiemen.

3. Ein wegen seines Verlaufes sehr interessanter Nerv (vgl. Fig. 2 *na*), der seinen Ursprung hat zwischen dem Cerebro-Pleurovisceralkonnektiv und Branchialnerv. Er verläuft zunächst nach vorn, eine gute Strecke parallel dem Cerebro-Pleurovisceralkonnektiv, nur in einem kleinen Abstande lateral von ihm. Dann nimmt er seinen Weg durch die Niere hindurch, um nach Durchsetzung der Querkommunikation der Niere dann durch den Vorhof des Herzens zu verlaufen, was in der Tat sehr interessant zu verfolgen ist. Von besonderem Interesse ist nun, daß inmitten des Vorhofes ein kleiner Nervenast von ihm abzweigt, der in die Muskulatur der Atrioventrikularöffnung eindringt und den Ventrikel des Herzens innerviert. Meines Wissens nach sind Herznerven oder Nervenzellen des Herzens bei den Mollusken nur ganz vereinzelt gefunden und dann in Beziehung zu den Herzkontraktionen gebracht worden. J. Dogiel (vgl. J. Dogiel 1877, p. 64) kommt z. B. bei seinen Untersuchungen über Herznerven und Musku-

latur des Herzens insbesondere von Pecten maximus, dann von Aplysia, Anodonta, Salpa maxima und Helix zu dem Resultate, „daß die Herzkontraktionen der von ihm untersuchten Mollusken von dem Nervensystem beeinflußt werden, und daß in der quergestreiften Herzmuskulatur dieser Tiere apolare Nervenzellen eingelagert sind. M. FOSTER und A. G. DEW-SMITH (1877, p. 317) hingegen verwerfen die Ansicht DOGIELS und wollen von keinerlei Nervenzellen oder Nerven des Herzens von Helix pomatia auf Grund ihrer Untersuchungen etwas wissen, wie auch der „sorgfältige und gründliche Forscher" FRANK DARWIN (Journal of Anat. and physiol., Vol. X, p. 506) weder Ganglienzellen noch Nerven des Herzens bei Helix habe konstatieren können. Aus diesen Gründen scheint es mir von größter Bedeutung zu sein, hier bei vorliegender Muschel einen richtigen Herznerven gefunden zu haben.

Sympathisches Nervensystem.

Mein besonderes Augenmerk habe ich auf die Untersuchung des sympathischen Nervensystems bei Tagelus gerichtet, dessen Vorhandensein gerade bei den Lamellibranchiaten bis in die neueste Zeit hinein stets angezweifelt und bestritten wurde (vgl. v. JHERING, II., 1857, p. 57 und PELSENEER 1891, p. 147—312), das hingegen bei allen höher organisierten Tiergruppen zu postulieren ist. Und neuerdings noch ist es wiederum von PELSENEER (vgl. PELSENEER 1911, p. 108) glatt geleugnet worden. In letzter Zeit hat sich das geändert, so ist von IGEL, einem Schüler STEMPELLS, ein buccales Nervensystem bei Phaseolicama magellanica (vgl. IGEL 1907, p. 35) mit Sicherheit nachgewiesen, nachdem schon vorher von MAYOUX (vgl. MAYOUX 1886, p. 100) das Vorkommen dieser Zentren bei Meleagrina margaritifera behauptet worden war. Dieser Fund IGELS ist nun in jüngster Zeit am hiesigen Zoologischen Institute an zahlreichen anderen Lamellibranchiaten bestätigt worden. Und in einer aller bisherigen Funde zusammenstellenden Darstellung hat kürzlich STEMPELL auch von meiner Tagelus betreffenden Untersuchung eine kurze Darstellung gegeben (vgl. STEMPELL 1912, „Festschrift der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zur 84. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Münster). Das sympathische Nervensystem ist bei vorliegender Muschel sehr deutlich und relativ leicht nachzuweisen, wenngleich es auch bei der Untersuchung

der einzelnen Serien oft viel Mühe gekostet hat, um die einzelnen Teile der Kommissur z. B., die ja nicht immer gradlinig, sondern auch wellig verläuft, auf den verschiedenen oft stark lädierten Schnitten zusammzustücken.

An der Ventralseite jedes Cerebro-Pleuralganglions entspringt ein ganz kurzer deutlicher Nerv, der schon nach einer kurzen Strecke ein seitlich langgestrecktes Ganglion bildet, das ungefähr das Volumen der Osphradialganglien hat: es ist das offenbar das Buccalganglion der betreffenden Seite (vgl. Fig. 2 *bg*), Daß die betreffenden Ganglien wirkliche Buccalganglien und nichts anderes sind, ergibt sich mit Sicherheit daraus, daß dieselben durch eine ventralwärts vom Ösophagus verlaufende Kommissur verbunden sind (vgl. Fig. 2 *cb*). Von jedem Buccalganglion geht lateral ein Nervus appendicis buccalis aus (vgl. Fig. 2 *nab*), der die Mundlappen innerviert. Nicht weit und in gleichen Abständen von der Mediane entspringen von der Kommissur zwei Nerven, die Nervi sympathici[1]) (vgl. Fig. *ns*), welche an der Ventralwand des Ösophagus, dieser dicht angelagert, nach hinten verlaufen und sich schließlich zu einem einzigen medianen Nerven vereinigen. Wie Stempell (vgl. Stempell 1912, Festschr. der med.-naturw. Gesellsch. zur 84. Vers. d. deutsch. Naturf. u. Ärzte) aus dem Vergleich mit den anderen Formen des sympathischen Nervensystems der Muscheln erschlossen hat, gehen diese Nerven wahrscheinlich direkt aus dem Buccalganglion hervor und verlaufen nur zunächst mit der Buccalkommissur. Der vereinigte sympathische Nerv zieht zwischen Leber und Geschlechtsschläuchen hindurch, auch unterhalb des Magens her durch die Leber, bis er sich nach Abzweigung einiger kleiner Nerven für den Magen den Windungen des Darmes anschließt und diesen schließlich innerviert. Abgesehen von feineren Nerven, die man hauptsächlich im Verlaufe des Ösophagus um diesen herum auf den Querschnitten überall angeschnitten sieht, habe ich noch einen mittelstarken dorsal vom Ösophagus und einen lateral am Magen entlang eine kurze Strecke verfolgen können. Die meisten dieser kleinen Nerven werden wohl ihren Ursprung entweder im Cerebralganglion oder in der Buccalkommissur haben. — Die bisherigen Untersuchungen lassen jedenfalls den Schluß zu, daß allen Lamellibranchiaten ein sympathisches Nervensystem in mehr oder minder ausgeprägter Form zukommt (vgl. Stempell 1912, Festschrift)·

1) Der eine dieser Nerven, und zwar der auf der rechten Seite liegende, ist stärker.

Muskulatur.

I. Mantelmuskulatur.

1. Der M. adductor anterior. Derselbe ist dorsalwärts stark abgeplattet, während seine ventrale Grenzlinie auf dem Querschnitt mehr gekrümmt verläuft. Nach vorn und etwas lateral ist der adductor anterior mit dem Mantel innig verwachsen. Ein kleiner Teil des Muskels verbindet sich mit den schräg dorsalwärts ziehenden retractores pedis anteriores.

2. Der M. adductor posterior. Er ist im ganzen mehr rundlicher als der adductor anterior. Nach vorn hin ist er mit dem Mantellappen verbunden, eine richtige Verschmelzung mit den sich hier eng anlegenden retractores pedis posteriores ist nicht vorhanden. Bloomer gibt hier eine Verbindung bei den von ihm untersuchten Tagelus-Arten an, wie bei der Verbindung des vorderen adductors mit den retractores pedis anteriores. Es scheint mir aber ein Irrtum seinerseits hier vorzuliegen. Die retractores pedis posteriores bei Tagelus dombeyi hängen nur mit dem dorsalen Körperintegument zusammen (vgl. Bloomer 1907, p. 219, 221). Hinten am adductor posterior besteht eine Verbindung mit den proximalen Teilen des Siphons und der Mantellappen, wie auch Bloomer stets angibt.

3. Der M. cruciformis. Dieser Muskel gehört gewissermaßen dem ventralen Mantelrande an. Er liegt ventral vom adductor posterior ganz am Rande des verdickten Mantelrandes, dort, wo dieser zusammengewachsen ist, eingeschlossen von den in der Verwachsungsstelle des Mantels quer verlaufenden Muskelbändern. v. Jhering hat zuerst diesen eigentümlichen Muskel bei den Tellinaceae gefunden und beschrieben und dazu Zeichnungen geliefert von der Gestalt und Lage des Musculus cruciformis von Sanguinolaria sanguinolenta und Tellina striata (vgl. v. Jhering 1900, p. 480, 481). Der Muskel führt seinen Namen nach der kreuzförmigen Anordnung zweier Muskelstränge. Diese sind bei Tagelus dombeyi aber in der Mitte fest ineinander verwachsen, so daß man hier von vier distalen Enden des Muskels reden kann, die im dicken Mantelrand liegen und an der dorsalen Grenzlinie desselben enden, ohne besondere Eindrücke in der Schale zu hinterlassen (vgl. Fig. 26 *mcr*). Der Musculus cruciformis scheint auch bei vorliegendem Tagelus rudimentär zu sein, wie es v. Jhering über den Musculus cruciformis bei Tagelus gibbus (Spengler)

angibt. Die von BLOOMER (vgl. BLOOMER 1903, 1907) untersuchten Tagelus-Arten weisen gleichfalls alle diesen Muskel des ventralen Mantelrandes auf. Erwähnt sei noch, daß v. JHERING der Meinung ist, daß „der Musculus cruciformis eine spezielle Entwicklung von Muskelfasern des Mantellappens und weiter noch als ein sekundärer Adductor aufzufassen sei“ (vgl. v. JHERING 1900, p. 481). Er bezeichnet ihn zum Schluß seiner Abhandlung in Übereinstimmung mit Prof. W. H. DALL „als ein neues und wichtiges Merkmal der super-family Tellinaceae“.

4. Die Retractores siphonum. Diese sind sehr entwickelt. Ein mächtiger, blattförmig verbreiteter Ursprung liegt im Mantel. Das stielförmige Ende verflacht sich und geht teils durch den Zwischenraum der beiden Siphonen, teils in deren dorsalen und ventralen Wände hinein.

II. Fußmuskulatur.

1. Die getrennten Retractores pedis anteriores. Sie sind nicht so lang wie der ganze Stamm der hinteren Retractoren. Ihren Ursprung haben sie in der Längsmuskulatur des Fußes unterhalb des Ösophagus und enden, gleichfalls nach hinten schräg dorsalwärts ziehend, zu beiden Seiten des ersten Magenabschnittes, ganz in der dorsal lateralen Gegend des Körperinteguments.

2. Die Retractores pedis posteriores. Bei einer makroskopischen Untersuchung sieht man, daß sie zunächst als dicker, runder, einheitlicher Stamm aus dem dorsalen hinteren Teile des Fußes, schräg nach hinten dorsalwärts ziehend, hervorgehen. Verfolgt man aber den Ursprung dieses Stammes genauer auf Querschnitten, so erkennt man, daß in der Achse des einheitlichen Stammes vorn noch Geschlechtsorgane gelegen sind. Dieser einheitliche Stamm gabelt sich äußerlich in zwei Stämme, die sich dem Adductor posterior ventral eng anlegen und im dorsalen Körperintegument enden. Hier gehen noch Muskelfasern von ihnen aus, die über den Enddarm sich legen, gleichfalls solche vom Adductor posterior zum dorsalen Mantel.

3. Die Protractores pedis, wie sie auch BLOOMER bei seinen untersuchten Tagelus Arten nennt. Makroskopisch sind sie schlecht festzustellen. Sie liegen dicht neben den Retractores pedis anteriores; sie sind sehr kurz und nicht so dick.

4. Schwache Elevatores pedis sind gleichfalls vorhanden, aber auch nur mikroskopisch zu bestimmen.

Eingehender wäre jetzt noch über den stark muskulösen Fuß selbst zu sprechen. Ein Querschnittsbild zeigt uns gut die regelmäßige Anordnung der Muskelschichten und Bündel im Wechsel zwischen Transversal-Longitudinal- und Circularmuskulatur Betrachten wir zunächst die oberflächliche Muskulatur des Fußes so fällt sofort eine in Transversalebenen verlaufende breite Ringmuskelschicht ins Auge, die in kleinen Abständen von Transversalfibrillen durchquert wird. Es folgt nach dem Innern des Fußes zu eine ziemlich dicke Schicht von longitudinalen Muskelbündeln, die sich vornehmlich im ventralen Abschnitte noch verbreitert, so daß man hier in dieser Schicht wohl zwei und noch mehr einzelne getrennte Schichten unterscheiden kann. Die ganze Schicht ist wiederum von allerhand sich wirrdurchkreuzenden Muskelfasern durchzogen. Vor allem auffallend sind im ventralen Teile dieser Schicht Quersepten, welche sich in gleichmäßigen Abständen voneinander befinden. Nach innen von der Längsmuskelschicht ist eine zweite in Transversalebenen verlaufende Ringmuskelschicht parallel zur ersten oben genannten. Der ganze andere, große mittlere Teil im Fuße wird ausgefüllt von einer unbestimmten Zahl von Longitudinalbündeln, die durchsetzt sind von teils sehr breiten, teils auch schwachen Transversalschichten und Bündeln. Endlich liegen überall im Fuße kommunizierende Zwischenräume, Blutlakunen, von der verschiedensten Größe zwischen der Muskulatur zerstreut. — Betrachtet man mit bloßem Auge den vorderen, dicken, eiförmig angeschwollenen Teil des Fußes, so findet man die ganze Oberfläche mit feinen körnigen Erhebungen besetzt, die auf dem Querschnitte deutlich hervortreten (vgl. Fig. 11). Es sind dies, meiner Meinung nach, kleine Papillen, die den Reibungswiderstand zwischen Fuß und Schlamm vergrößern mögen.

Das Epithel des Fußes ist ein einfaches, mittelhohes Zylinderepithel mit starken, länglichen Kernen (vgl. Fig. 11). Die Cuticula ist sehr breit und deutlich lamellös geschichtet. Zum hinteren Teile des Fußes hin und überhaupt dorsalwärts nimmt das Epithel an Höhe ab. Bisweilen ist das Fußepithel sehr drüsig. Es sind dann fast durchweg subepitheliale Mucindrüsen, meistens von sehr langer Form mit körnigem und meist tief schwarz gefärbtem Inhalte. Die Ausführungsgänge führen zwischen den Epithelzellen hindurch nach außen. Das Mengenverhältnis dieser Drüseu ist bei den einzelnen Exemplaren sehr verschieden. Sind sie vorhanden, so verteilen sie sich an der Spitze des Fußes auf das

ganze Epithel; weiter nach hinten hin findet man sie nur an den lateralen Seiten und der Ventralseite des Fußes. Borsten oder Cilien auf dem Epithel sind bei Tagelus dombeyi nicht vorhanden. Sie wären auch höchst überflüssig, da bei der Größe des Fußes dieser nur die Aufgabe des Grabens hat und sein Epithel keineswegs noch beteiligt ist bei der Unterhaltung der Wasserströmung im Mantelraume. Die beiden Drüsenarten im Epithel selbst, wie sie STEMPELL bei seiner Solemya togata (vgl. STEMPELL 1899, p. 157) angibt, sind hier nicht vorhanden, ebenfalls nicht ein ausgebildetes Sinnesepithel. Blutgefäße sind reichlich unterhalb der Papillen vertreten. Außerdem ist jede Papille stark mit transversal verlaufenden Muskelfasern und (muskulösem) Bindegewebe ausgekleidet. Eine gute histologische Beschreibung des Fußes von Solen hat übrigens schon P. S. ABRAHAM gegeben, dessen Angaben mit den meinigen in wesentlichen Punkten übereinstimmen (vgl. P. S. ABRAHAM, p. 214).

Rudiment einer Byssusdrüse.

Von Interesse ist schließlich noch im Fuße von Tagelus dombeyi das Vorhandensein eines rudimentären Byssusapparates, wenigstens eines deutlich zu unterscheidenden nach außen mündenden Kanales und einer sich im Innern des Fußes anschließenden größeren Höhlung (vgl. Fig. 16, 17). LANG (vgl. LANG 1900, p. 177) behauptet, daß „bei starker Entwicklung des Fußes jede Spur des Byssus und Byssusapparates bei den Muscheln im erwachsenen Zustande verschwunden sei". Dem kann ich allerdings nach meinen Untersuchungen auch an großen Exemplaren nicht ganz zustimmen. Bei den zu Schnittserien verwandten kleineren Exemplaren ist stets der enge Gang, der mitten an der Ventralseite des Fußes nach außen mündet, und die sich anschließende innere Erweiterung vorhanden. Aber auch bei älteren, bedeutend stärker entwickelten Tieren ist dieser Ausführungskanal mit bloßem Auge sehr gut als ein kleines rundes Loch zu erkennen. Es hebt sich dann die ganze umliegende Stelle im Aussehen von dem des übrigen Fußes ab. An der Mündungsstelle ist der Kanal breiter und verjüngt sich dann wie ein Trichterrohr dorsalwärts, um sich bald wieder auffallend wie nach Art eines Receptaculums zu einer größeren Höhlung zu erweitern. Das Epithel des Ausführungsganges ist nahe der äußeren Mündung dasselbe wie das

Fußsohlenepithel mit doppelt konturierter Cuticula, die es auch weiterhin beibehält. Doch schon bald scheint es sekretorischen Charakter anzunehmen, und nun ist es mit einem gleich breiten, dichten Ciliensaum besetzt. Kurz vor der dorsal liegenden Erweiterung breiten sich an der Ventralseite der Höhlung subepitheliale Muzinmassen aus, deren Ausführungsgänge zwischen den Epithelzellen als feine Gänge hindurchlaufen (vgl. STEMPELL 1899, p. 126). Das Epithel ist an diesen Stellen auch bedeutend höher, und manche Zellen des Epithels haben sich zu größeren, becherförmigen Sekretzellen umgewandelt. Dazwischen verteilt scheinen mir noch schmale Stützzellen vorzukommen. Daß dem Cilienbesatz an manchen Stellen dichte Sekretmassen angelagert und hier oft zu einer feinen, fädigen Anhäufung vereinigt waren, darin muß ich endschieden der Meinung IGELS (vgl. IGEL 1907, p. 13) beitreten, und mit ihm behaupten, daß die von THIELE (vgl. THIELE 1892, p. 53/54) und CARRIÈRE (vgl. CARRIÈRE 1892) vertretene Ansicht irrig ist, der beschriebene Cilienbesatz sei „eine fadenförmige Anordnung der aus den Zellen tretenden Byssussubstanz"; denn ich habe deutlich einen Cilienbesatz in der vorliegenden rudimentären Byssusanlage von Tagelus dombeyi konstatieren können. Ob endlich dieser immerhin winzige Byssusapparat im Hinblick auf den fleischigen, außerordentlich stark entwickelten Fuß von Tagelus funktionell noch von Bedeutung ist, will ich dahingestellt sein lassen. Sicherlich kommt eine starke ausgebreitete Schicht von Byssusfäden bei Tagelus wie auch bei anderen hierauf untersuchten Soleniden nicht zur Ausbildung.

Mantel und Siphonen.

Der Mantel von Tagelus dombeyi ist in den lateralen Körperpartien sehr dünn, ein dorsaler zwischen den Schalen (vornehmlich die Schloßregion gemeint) liegender Mantelwulst ist auch vorhanden. Am sehr verdickten ventralen Mantelrande sind die vorderen und hinteren Partien verhältnismäßig dicker und breiter. Der Mantel ist ventralwärts in seiner ganzen Ausdehnung fast vollständig offen. Nur hinten an der Bildungsstätte der Syphonen ist eine starke Verbindungsstelle der beiderseitigen Mantellappen hauptsächlich durch den musculus cruciformis geschaffen, der dem ventralen Mantelrande angehört. Außerdem ist der Mantel durch den vorderen und hinteren Adductor an die Schale angewachsen,

ferner an der Übergangsstelle vom ventralen dicken Teile des Mantels zum dünnhäutigen Teile an dieselbe leicht angeheftet. Das Periostracum ist über den Rand der Schale hinweg nach innen gewachsen mit einem Saume, der in seinem mittleren Verlaufe wieder gleich breit, an den Rundungsstellen des Mantelrandes aber etwas breiter ist. Im ganzen ist also der Mantel nur leicht in die Schalenform eingepreßt, nur nicht an den durch die Muskeln gebildeten Verwachsungsstellen, an der erwähnten feinen Anheftungslinie und am Periostracum den ganzen Schalenrand entlang. Der verdickte Mantelrand weist eine äußere und innere deutliche Falte auf (vgl. Fig. 19 *afr*, *ifr*). An der noch zu erwähnenden Mittelfalte (vgl. Fig. 19 *mfr*) ist der ganze Mantelrand mit kegelförmigen Papillen, wie sie auch Rawitz (vgl. Rawitz 1892) bei seinen untersuchten Soleniden angibt, besetzt; diese stehen dichter und länger an den Mantelrundungspartien (vgl. Fig. 26 *mp*), nach der Mitte zu sind sie viel kleiner und verschwinden allmählich. Die Siphonen sind bei Tagelus dombeyi bis auf die Wurzel voneinander getrennt und können weit vorgestreckt werden. Sie sind dem Anscheine nach gleich lang; was sich bei dem konservierten Material allerdings nicht immer mit Genauigkeit feststellen ließ. Desgleichen besitzen beide Siphonen fast denselben Umfang. Ich habe auch Exemplare gefunden, bei denen bald der Branchialsipho, bald auch der Analsipho ein größeres Querschnittsbild ergaben. Aber stets beträgt die Zahl der durch die Kontraktion bei der Konservierung entstandenen Falten, die nach innen dem Sipholumen zugekehrt sind, bei dem Analsipho acht und bei dem Branchialsipho, wenn er auch dicker war als der Analsipho, stets sechs. Die Anzahl der die Siphonen durchziehenden Nervenstränge richtet sich genau nach obiger Anordnung der Falten, also sind es im Analsipho acht und im Branchialsipho sechs. Die ringförmigen Einschnürungen, die bei der Kontraktion und Retraktion entstehen, die Rawitz bei Solecurtus strigillatus und Solen vagina z. B. angibt, sind gleichfalls an den Siphonen von Tagelus dombeyi sehr schön zu sehen. Bei einzelnen Exemplaren sieht man deutlich, wie diese Einschnürung an manchen Stellen sehr tief geht, und ganze Stücke einfach wahrscheinlich abgetrennt worden sind. Daß auch das proximale Siphoende bei der Konservierung stark anschwillt, während das distale vollständig zu einer dünnen Spitze zusammenschrumpfen kann, habe ich des öfteren feststellen können.

Da nun in dem dünnhäutigen Teile des Mantels nichts von besonderem Interesse ist, so möchte ich die histologische Beschreibung nur auf den dicken Mantelrand beschränken. Zunächst möchte ich noch auf das Querschnittsbild des Mantelrandes eingehen. Man sieht hier nämlich deutlich, daß außer der Innen- und Außenfalte auch die dritte, die Mittelfalte, vorhanden ist. Als höchste Spitze des Schnittes erkennt man einen mittleren, ventralen Ausläufer des Mantels von kegelförmiger Gestalt. An der Basis dieser Spitze geht im Schnitte nach innen und außen sich gegenüberliegend ein Auswuchszipfel vom Mantel ab, der die schon früher beschriebene Innen- und Außenfalte des Mantels darstellt. Zwischen Mittelfalte und Außenfalte ist allerdings so gut wie gar nicht eine Einbuchtung vorhanden. Die Innenfalte ist sehr stark nach dorsalwärts gerichtet, während die Außenfalte gerade umgekehrt ventralwärts gerichtet ist (Fig. 19). Die Außenfalte und mehr oder minder auch die Mittelfalte bleiben an der Verwachsungsstelle des Mantels und um die Siphonen herum als selbständige Falten erhalten[1]). Geht man von der Verwachsungsstelle nach vorn, so entwickelt sich zunächst sehr die Innenfalte, während die Außenfalte nur als kleiner dicker Wulst erscheint. Doch schon bald kommt auch die letztere kräftig zur Entwicklung. Zugleich steigt die Innenfalte etwas dorsal an, so daß im ganzen ferneren Verlauf die Basis der Innenfalte höher als die der Außenfalte im Mantel liegt. In der vorderen Mantelpartie ist die Innenfalte außerordentlich hoch, die Außenfalte dagegen nur wulstartig. Ganz vorn verstreichen beide Falten wieder im Mantel. — Das Epithel der Außenseite des Mantelrandes ist in der Hauptsache glatt und zeigt nur einige Falten, das Epithel der Innenseite ist überall glatter. Das ganze Mantelrandepithel besteht aus hohen Zylinderzellen mit breitem kutikularen Saum ohne Wimperbesatz (mit Ausnahme der nach innen gelegenen Drüsenpartie) und einer scharfen basalen Grenze. Die Kerne sind länglich oval und liegen mehr der Basis zu. Das körnige Protoplasma in den Zellen ist deutlich zu erkennen. Etwa in der Mitte des Mantelrandes an der Außenseite, der nach innen zu liegenden großen noch zu beschreibenden Muzindrüse gegenüber, scheint mir das Epithel um ein Bedeutendes höher zu sein als an

---

1) Von hinten angefangen, ist an der Verwachsungsstelle des Mantels die innere Falte ganz in diese aufgegangen.

den anderen Stellen. Erwähnen will ich noch, daß die Ursprungsstätte des Periostracums ganz ventral an der Spitze in einer kleinen sekundären Einfaltung der Mittelfalte liegt (vgl. Fig. 19 *po*). Die riesige Muzindrüse des inneren Mantelrandes, die schon durch ihre intensive Färbung auffällt, erscheint auf dem Querschnitt als ein langgestreckter, breiter, krausiger Wulst (vgl. Fig. 19 *mu*). Hauptsächlich ist sie vor der Verwachsungsstelle des Mantels entwickelt und geht noch etwas in die Verwachsungsbrücke hinein. Verfolgt man den weiteren Verlauf und Form der Drüse von hinten nach vorn, so nimmt die Drüse an Mächtigkeit ab und gewinnt an Ausdehnung und tritt schließlich in den dünneren Teil des Mantels ein, wo sie ganz an der Innenfläche des Mantels als eine drüsige Randpartie anzusehen ist. Bei einer von mir untersuchten Serie hatte sich der dünne Mantelteil infolgedessen bis in die Gegend des vorderen Adductors hinein intensiv gefärbt, und hier war dann auch die Drüsenmasse in dem hinteren ventralen Teile in die Innenfalte übergegangen. In dem dünnen Mantelteile hatte die starke Wucherung der Drüsenmasse das Muskelgewebe vollständig zum Verschwinden gebracht, während wieder bei anderen Tieren von der Muzindrüse sich nur sehr wenig im dünnen Mantelteile vorfand. Rawitz, der bei Solecurtus strigillatus (vgl. Rawitz 1892) gleichfalls von einem derartigen Muzinwulste spricht, der mir dem von Tagelus überaus ähnlich erscheint, erwähnt von einem von diesem Wulste nach vorn in den Mantel hineingehenden drüsigen Gewebe nichts. Die Mucindrüse besteht aus rundlichen oder auch ovalen, birnenförmigen, kleineren und größeren Drüsenzellen mit einem zentral gelegenen, runden Kern. Die einzelnen Drüsenzellen bilden eine kompakte Masse und geben mit ihrem Inhalte ein wolkiges Bild ab. Bei starken Vergrößerungen sieht man lange, schmale, längs getroffene Ausführungsschläuche quer durch die ganze Drüse zum Epithel hinziehen, wo sie ihr deutlich zu erkennendes Körnchensekret durch interepitheliale Lücken nach außen befördern. Hier sieht man stellenweise das Sekret in größeren Massen dem Epithel auflagern. An vielen Stellen sind die Zellen durch die austretenden Muzinmassen so zur Seite gepreßt worden, daß es den Anschein hat, als ob das Epithel noch von größeren, helleren, mehr becherförmigen Zellen durchsetzt sei. Die öfters variierende Form der Kerne und ihre verschiedene Lage, die teils basal, teils zentral zu nennen ist, dürfte auch wohl auf eine derartige Pressung der Zellen zurückzuführen sein. Als Unterschied vom Zylinderepithel

des Mantelrandes, ist das der Drüse mit Wimperhaaren besetzt, die aber der Sekretmasse wegen häufig nicht gut zu erkennen sind. — Was nun die Muskulatur des Mantels anbetrifft, so ziehen durch den feinhäutigen Teil hauptsächlich antero-posteriore Längsmuskelbündel, die durch einzelne Bindegewebssepten voneinander getrennt sind. Sodann kommen Muskelstränge vor, welche dorso-ventral verlaufen. Diese Muskulatur ist sehr stark ausgebildet an der Verwachsungsstelle, wo sie in dicken Strängen in das Septum von jeder Mantelseite einbiegt und, wie schon oben auseinandergesetzt, den Musculus cruciformis vollständig in sich einschließt. Einzelne Bindegewebssepten sind auch hier zu finden. Eine der äußeren Mantelfläche dicht anliegende Muskelschicht geht in die mittlere Mantelfalte hinein, und einzelne Abzweigungen in die Außen- und Innenfalte. Außerdem existiert in dem Verwachsungsseptum des Mantels eine antero-posterior verlaufende Muskulatur, überall wieder durchsetzt von kleinen dorso-ventral verlaufenden Muskeln. Nahe der nach dorsalwärts und lateralwärts gerichteten Fläche der Innenfalte und auch im mittleren Teile des dicken Mantelrandes verlaufen zahlreiche Längsmuskelfasern in Gruppen von ovaler Form und in wohlgeordneten Reihen. — Die Muskulatur der Siphonen setzt sich wie immer aus drei verschiedenen Muskelsystemen zusammen, und zwar aus Ringmuskelschichten, Längsmuskelbündeln und Quermuskelscheiden oder, wie sie sonst in der Literatur benannt werden, aus Konstriktor-, Retraktor- und Kompressorbündeln (vgl. Fig. 25). Bei schwacher Vergrößerung ist die Lagerung dieser Hauptmuskelgruppen folgende: Zu äußerst unter dem Epithel sehen wir eine kräftige einheitliche Ringmuskelschicht, auf die nach innen zu eine zumeist noch breite Schicht von Längsmuskelbündeln folgt. Diese Längsmuskulatur zerfällt auf dem Querschnitt in einzelne oval erscheinende Bündel, welche durch radiär vom Zentrum ausstrahlende Muskelsepten voneinander getrennt sind (vgl. Fig. 25). Es schließt sich sodann nach innen zu noch eine Ringmuskelschicht an, die nicht so breit ist wie die unter der Außenfläche, und schließlich zwischen ihr und dem Lumen des Siphos noch Längsmuskulatur, die auch noch die acht resp. sechs radiär angeordneten Längssepten der siphonalen Innenwand erfüllt. Auch hier ist eine radiäre Septenbildung nachzuweisen. Und zwar sind diese Septen die Fortsetzung der schon erwähnten Septen der äußeren Längsmuskelschicht, die sich unter Durchbrechung der inneren Ringmuskellage mit den Septen der innersten

Muskelschicht in Verbindung setzen und sich übrigens auch in die äußere Ringmuskelschicht verfolgen lassen. Zahlreiche Blutgefäße verlaufen besonders an der Innenseite der äußeren Längsmuskelschicht und einige unter dieser, so daß dem Sipho erstens mit Hilfe der verschiedenen, in regelmäßigen kräftigen Lagen angeordneten Muskulatur und zweitens durch eine wohlverbreitete Blutversorgung infolge der zahlreichen Blutlakunen ein plötzliches mächtiges Anschwellen und Zusammenziehen möglich ist. Überall liegen unter der Außenfläche in den Siphonen amorphe Muzindrüsen verteilt, die angefüllt sind mit kleinen Körnchen und interepithelial durch schlauchförmige Gänge nach außen münden. Diese Drüsen treten durch ihre besondere Größe hervor, hauptsächlich in der Ringmuskel- und der sich anschließenden Retraktorschicht, aber auch ganz dicht unter dem Epithel, wo sie birnförmige Gestalt besitzen mit einem tiefschwarzen kreisrunden Kern und einem feinen fadenförmigen Ausführungsgang. — Das Außenepithel der Siphonen besteht aus sehr regelmäßig radiär angeordneten Zellen mit oval und rund geformten Kernen, die alle basal gelegen sind. Das Epithel besitzt eine deutliche Cuticula. Schmale Sinneszellen sind überall, an manchen Stellen sogar in großer Anzahl, anzutreffen. An der Außenfläche der Siphonen befinden sich hier und da Papillen mit dicht gedrängten Kernen in ihrem Innern, von denen sich kernhaltige Gewebestränge ins Innere des Siphos hineinerstrecken. In der Nähe solcher Papillen liegen häufig grubenförmige Einsenkungen, in denen ich hier und da deutliche Pinselzellen nachweisen konnte. Offenbar haben wir es bei all diesen Bildungen mit chemischen Sinnesorganen zu tun. Dafür spricht auch, daß häufig stärkere Nervenfasern in ihrer Nähe anzutreffen sind. Die Zellen des Innenepithels sind im Gegensatz zu denen des Epithels der Außenfläche sehr unregelmäßig angeordnet und zeigen keine deutlich zutage tretende Cuticula. Auch im Epithel der Innenfläche finden sich Sinneszellen vor, wie sie Rawitz bereits erwähnt. Man findet die Sinneszellen besonders hier auf feinen Papillen, deren feiner Saum auf Sinneshärchen deuten ließ. Die Cuticula dieser Wärzchen zeichnete sich als feine scharfe Linie ab.

Zirkulationssystem.

Der Perikardialraum beginnt schon etwas hinter der Mündung des Magendarms in den Magen mit einem stumpfspitzen

Zipfel unmittelbar unter der Rückenhaut. Allmählich verbreitert er sich nach den Seiten hin von diesem Zipfel aus. Nicht weit hinter seinem Vorderende erstreckt sich von ihm ein Fortsatz aus, der ein kleines Stück der vorderen Aorta umfaßt (vgl. STEMPELL 1899, p. 134). Weiter hinten entwickelt sich der Perikardialraum vornehmlich lateralwärts und umgibt bald den ganzen Ventrikel. Man sieht deutlich auf Querschnitten, wie der Perikardialraum dorso-ventral abgeplattet ist. Nach hinten zu wird der Perikardialraum durch die Niere und die hinteren Retraktoren stark verengt und hört in der Transversalebene der Renoperikardialöffnungen schließlich dicht unter der Dorsalwand auf.

Der langgestreckte Ventrikel (vgl. Fig. 30) selbst ist an seiner Dorsalseite nach vorn etwas verlängert, aus dem die vordere Aorta hervorgeht. Nach hinten hin nimmt er gleichmäßig an Dicke zu, bis er in der Gegend der Vorhöfe seine größte Ausdehnung erlangt hat. Bei seiner etwas dorso-ventralen Abplattung und seiner geringen dorsalen und ventralen Entfernung vom Perikard hat sich ganz auffallend die laterale Muskelschicht des Ventrikels verdickt, während die ventrale und noch mehr die dorsale Partie, wenigstens im Anfange, sehr dünn ist. Dort, wo der Ventrikel am stärksten ist, muß er in der Diastole den Perikardialraum vollständig ausfüllen, was schon bei dem vorliegenden, konservierten Tiere beinahe der Fall ist. Gerade umgekehrt wie bei STEMPELLS Solemya (vgl. STEMPELL 1899, p. 134), wo am vordersten, umfangreichsten Teile des Ventrikels an der Dorsalseite eine mediane Einfaltung vorhanden ist, besitzt diese Muschel eine mediane Einfaltung an genannter Stelle des Ventrikels an der Ventral- und nicht an der Dorsalseite (vgl. Fig. 23). Nach hinten zu tritt eine allmähliche Verkleinerung des Ventrikels ein, bis schließlich ganz hinten die laterale Verdickung der Muskelschicht verschwindet, und der Ventrikel mehr röhrenförmig und verhältnismäßig dünnwandig ausläuft. Das Ende ist ventral vom Darm etwas verlängert, aus dem die hintere Aorta und der Bulbus arteriosus sich bilden. Vornehmlich bemerkt man auf Querschnitten, daß die äußere, abschließende Schicht ein feines Muskelgewebe darstellt. Die Atrioventricularöffnungen der Vorhöfe sind spaltförmig und bilden je eine tief in den Ventrikel eingestülpte, stark muskulöse Röhre', deren freie Ränder noch einmal nach dem Lumen der Röhre und dem Vorhof zu umgeschlagen sind. Diese Ränder erst tragen die eigentlichen beiden Klappen, welche

nun wieder umgekehrt nach dem Ventrikel zu gerichtet sind (vgl. Fig. 23 *oav*). Die Funktion dieses Gebildes ist klar und wird auch noch durch die starke Muskulatur der röhrenförmigen Einstülpung wirksam unterstützt (vgl. Stempell 1899, p. 133). Die Branchioatrialöffnung, durch die das arterielle Blut von den Kiemen her in den Vorhof gelangt, ist verhältnismäßig eng bei Tagelius dombeyi, aber gleichfalls an ihr eine wohl ausgebildete Muskulatur, vornehmlich unmittelbar zu beiden Seiten der Mündung in den Vorhof. Die Vorhöfe haben die bekannte dreieckige Form und gehen ungefähr in der Mitte des Ventrikels von diesem ab (vgl. Fig. 3).

Die vordere Aorta entspringt dorsal vom Darm aus dem Ventrikelende, das noch der dorsalen Darmwand aufliegt. Sie verläuft dann der dorsalen Körperseite entlang nach vorn. Am Ösophagus entsendet sie lateralwärts einen Ast zu den Mundlappen, am Magen angekommen, legt sie sich diesem dicht an, entsendet kleine Äste zur Leber und zum Magen und läuft bald an seiner rechten Seite herunter. Dieser Hauptstamm schlägt nun einen rechtslateralen Weg ein und bildet bei den vorliegenden Exemplaren im dorsalen Teile des Fußes einen großen Blutraum und entsendet zwei nach hinten lateral verlaufende Äste und je einen Ast zu den Retraktoren und zu einem anderen ventraleren Fußsinus. Weitere Arterien versorgen die Pedalganglien, die Fußmuskulatur, Darm, Leber und Gonaden. Es befindet sich oberhalb des vorderen Adductors noch ein größerer Sinus, der aber vielleicht durch die Rückengefäße mit der hinteren Aorta in Verbindung steht.

Da mir bei der postventrikulären Erweiterung der hinteren Aorta bei Tagelus dombeyi keine ganz genaue Übereinstimmung mit dem von Grobben (vgl. Grobben 1891) beschriebenen Bulbussen gewiß ist, so möchte ich noch eine kurze Beschreibung der hinteren Aorta und des Bulbus der vorliegenden Muschel geben (vgl. Fig. 21, 22). An der Basis der hinteren Aorta, welche ventralwärts vom Darmkanal aus dem Ventrikel entspringt, befindet sich eine große ventralwärts liegende sackförmige Ausstülpung des Blutgefäßes, der sogenannte Bulbus arteriosus. Er hat eine schwach muskulöse Wandung, und es entspringt aus diesem Bulbus lateral- und ventralwärts je ein großes Blutgefäß, das in den Mantel zieht (vgl. Fig. 22 *art*). Es sind das offenbar die beiden hinteren Mantelarterien. Nach hinten zu kommuniziert der von mir als Bulbus bezeichnete muskulöse Anhang mit

einem großen Sinus, der bis an den Adductor posterior reicht. Histologisch sieht das Muskelgewebe dem von GROBBEN beschriebenen sehr ähnlich, und es scheint mir sehr wahrscheinlich, daß ihm im Verein mit dem kommunizierenden Sinus dieselbe Funktion zukommt wie dem GROBBENschen Bulbus, zumal ich vereinzelt richtige Blutkörperchen in den Wabenräumen festgestellt habe. Bei den von MÉNÉGAUX untersuchten Siphoniaten, die sämtlich einen Bulbus aufzuweisen hatten, befinden sich auch zwei Verwandte von Tagelus, nämlich Solen und Solenocurtus, bei denen die postventriculäre Erweiterung das Rectum umgibt und sich durch langgestreckte Gestalt auszeichnet (vgl. MÉNÉGAUX 1890).

Die hintere Aorta selber spaltet sich im weiteren Verlaufe in zwei den Enddarm dorsalwärts umgreifende Endäste. Auch BLOOMER hat bei Solen ensis und Solen siliqua einen langen Bulbus arteriosus, den die hintere Aorta um den Darm bildet, gesehen, aus dem ein Gefäß zur dorsalen Perikardialwand gehen und die zwei Endäste der Aorta mit dem Palialsinus kommunizieren sollen. Aus der bulbusartigen Erweiterung bei Tagelus führen zwei starke Seitenäste jederseits, wie bereits schon gesagt, in den Mantel hinein und zwei Endäste lateral dorsalwärts. — Bezüglich der Aortenklappen, die gewöhnlich den Siphoniern, aber auch manchen Asiphoniern zukommen sollen, möchte ich noch einige Angaben über die Aortenklappen, soweit sie bei vorliegender Muschel vorhanden sind, machen. Die vordere Aortenklappe ist sehr gut zur Ausbildung gekommen (vgl. Fig. 20*vak)*. Sie geht aus der Mitte der seitlichen Ventrikelwände, natürlich dorsal vom Darm, als ein stark muskulöses Gebilde hervor, das hauptsächlich aus gut entwickelten Quermuskelfasern besteht und seitlich an die ventrale, anfänglich noch dünnere Aortenwand, angewachsen ist. Die Aorta selbst ist in ihrem Anfange stark zwiebelförmig, wie GROBBEN (1891) es bezeichnet, auf einem Querschnitt sichelförmig erweitert, bis sie sich plötzlich röhrenförmig verjüngt. Nur in dieser Erweiterung liegt die Klappe, deren seitliche Anheftungsstellen sich allmählich nach vorn hin von der Ventralseite mehr zur dorsalen Seite hin verschoben haben, oder noch besser gesagt, bekommt die Klappe nachher ihre muskulösen Anheftungsfäden ganz in den seitlichen Winkeln der Aortenwände mehr von der Dorsal- als von der Ventralseite. Die Klappenschicht wird nach und nach auch bedeutend dünner, so daß die Klappe in ihrem vorderen Teile mehr ein feines,

zartes Häutchen darstellt, was natürlich neben der Muskulatur ein zweiter vorteilhafter Faktor ist, um das Zurückströmen des Blutes zu verhindern. Denn bei einem eventuellen Falle des Zurückfließens wird es für die Klappe, da zumal die seitlichen Anheftungslinien vom Ursprunge an von der Ventralseite etwas zur Dorsalseite ansteigen, ein Leichtes sein, sich sofort vorn gegen die Dorsalwand anzulegen und so dem Blute den Rückweg zu versperren. Die Verschlußfähigkeit der Klappe wird selbstverständlich noch erhöht zunächst durch ihre eigene Muskulatur, sodann durch die Muskulatur und die Dicke der Schicht von Quermuskelfasern oberhalb der Dorsalwand der Aorta und endlich durch zwei seitliche Sphinkter, die lateral von der bulbösen Anschwellung sich hinziehen und in der Mitte aus feinen Längsmuskelbündeln bestehen, welche umschlossen sind von unregelmäßig sich kreuzenden, zirkulären Muskelfasern. Ungefähr dasselbe sagt Grobben bei der Beschreibung der Aortenklappe von Pecten Jacobäus (vgl. Grobben 1891). Auch findet sich über die Aortenklappe von Phaseolicama bei Igel ähnliches (vgl. Igel 1907, p. 27). Daß die Muskulatur an der Dorsalseite der ausgedehnten Aorta „einen gegen die Klappe zu vorspringenden Wulst" bildet, wie es Grobben angibt, kann ich ebenfalls bei vorliegender Muschel zugeben. Drüsenartige Zellen, wie sie Igel an der Aortenklappe gesehen, scheinen mir auch hier vorhanden zu sein. Eine Klappe der hinteren Aorta konnte ich trotz langer Untersuchungen nicht feststellen. Sie ist meiner Meinung nach hier wegen des Vorhandenseins eines Bulbus arteriosus vollständig überflüssig. Erwähnt sei hier noch, daß die muskulöse Bulbuswand innerviert wird von einem kleinen Nerven, der vom Visceralganglion herkommen muß. Seinen Ursprung konnte ich nicht genau verfolgen. Am Arterien- und auch am Venensystem ist besonders bemerkenswert, daß im Fuß an vier hintereinander liegenden Stellen und auch sonst im Körper, z. B. über dem Visceralganglion, Blutlakunen vorhanden sind, die alle in Kommunikation miteinander stehen. Eine Kebersche Klappe ist an der normalen Stelle vorhanden. — Die verhältnismäßig gut erhaltenen Lumina des Ventrikels, der Vorhöfe, überhaupt der ganzen Herzgegend beweisen eine gute Konservierung des vorliegenden Materials der Plateschen Sammlung, da bei anderem Material gerade diese Region meistens durch die plötzlichen Kontraktionen des Tieres bei der Konservierung zerstört oder doch sehr stark zusammengeschrumpft ist.

Perikardialdrüse.

Bei Tagelus dombeyi handelt es sich um eine Perikardialdrüse, wie sie etwa GROBBEN (vgl. GROBBEN 1888) bei Unio, Anodonta, Venus, Cardium, Scrobicularia, Solen vagina und Pholas beschreibt. Er sagt nämlich, diese Perikardialdrüsenbildung, die sich aus der Epithelauskleidung des Herzbeutels entwickelt, entsteht an zwei Stellen, entweder oberhalb der Vorhöfe oder in den Winkeln des Perikards. Bei Tagelus kommt diese zweite Ursprungsstelle für die sogenannte Perikardialdrüse in Betracht, wo gleichfalls „die Drüsenschläuche in den vorderen Winkeln des Perikards durch Einstülpung in die Mantellamellen“ entstehen. Auf Querschnitten ist die Einstülpung deutlich zu verfolgen, da bei Beginn der Drüse aus den beiderseitigen Winkeln des Perikards noch einige Drüsenschläuche längs getroffen sind und sich in den Mantel hineinerstrecken. Der größte Teil der Perikardialdrüse liegt bei Tagelus dombeyi also im Mantel, was ich auch bei einer makroskopischen Präparation stets konstatieren konnte. Es fielen dann nämlich immer aus dem betreffenden Mantelteile beim Zerschneiden die schwärzlichen Konkrementkörnchen aus ihren konkrementführenden Zellen heraus. Es liegt also die Drüse, wie auch GROBBEN bei Solen vagina es angibt, rechts und links vom Perikardialraum, auch reicht sie nach vorn eine gute Strecke über ihn hinaus, ebenfalls spitz zulaufend. In der Gegend ihrer Ursprungsstelle füllt sie bei Tagelus sogar die ganze Rückenpartie aus, jedoch scheint sie sich bei dieser Muschel nicht sehr weit nach hinten zu erstrecken, sie findet nämlich ihr Ende schon oben im Mantel etwas vor der Mündungsstelle des Vorhofes in den Ventrikel des Herzens. Das Bindegewebe im dorsalen Teile des Mantels sieht übrigens der Perikardialdrüse sehr ähnlich, was bei anderen Autoren zu mehrfachen Täuschungen geführt haben mag. Was nun die Drüsenschläuche selbst anbetrifft, so sind sie durch kleine Blutlakunen voneinander getrennt, doch durch Bindegewebsstränge zusammengehalten (vgl. Fig. 13). Jeder Schlauch selbst ist von einer zarten, strukturlosen Hülle umgeben. Das Lumen der einzelnen Schläuche und somit auch das Epithel ist nur an einzelnen Stellen einigermaßen deutlich zu sehen, da das Drüsenlumen meist von Konkrementen der verschiedensten Größe angefüllt ist. Zusammengeballte Häufchen von kugeligen Gebilden lassen darauf schließen, daß Epithelzellen des Schlauches sich abgelöst haben. Wo ein helles

Drüsenlumen es gestattet, erkennt man nämlich an den Wänden des Schlauches ein Epithel, das aus bauchig gegen das Lumen vorgewölbten Zellen besteht. Große runde Kerne fallen überall in dem Epithel und den abgelösten zusammengeballten Zellen auf. Von der Ausbildung einer eigentlichen Perikardialdrüse an den Vorhöfen kann bei Tagelus nicht die Rede sein oder höchstens in ganz rudimentärem Sinne. Wenn auch nirgendwo deutliche Epithelzellen zu erkennen sind, so glaube ich doch vereinzelt in den Perikardialraum vorgewölbte Zellen gesehen zu haben, die dieselbe Funktion haben dürften, wie auch die Zellen der im Mantel gelegenen Perikardialschläuche. Was ich allerdings mit größerer Wahrscheinlichkeit bei Tagelus annehme, ist das Vorkommen von Konkrement führenden Zellen, die der zum Teil sehr entwickelten Muskulatur der inneren Vorhofswand dicht angelagert sind. Nur eine von den zuweilen kontrahierten Vorhofswänden gefaltete Muskulatur kann es nicht sein, da auch an manchen Stellen, wo die Wand ganz glatt ist, der anliegenden Muskulatur Konkrementklümpchen angelagert sind. Grobben hat das Vorkommen dieser Konkrement führenden Zellen innerhalb des Vorhofes bei verschiedenen Muscheln festgestellt. Über das weitere Schicksal dieser losgelösten Epithelzellen findet sich näheres in der Grobbenschen Abhandlung über die Perikardialdrüse (vgl. Grobben 1888). Die wichtige Funktion der Perikardialdrüse als exkretorisches Organ, das der Niere, dem ersten exkretorischen Organ, zu Hilfe kommt, indem sie dieselbe bei „der Wasserabscheidung“ unterstützt, ist dort gleichfalls eingehender behandelt.

Exkretionssystem.

Die beiden vollständig symmetrischen Nieren (vgl. Fig. 4) nehmen ihren Anfang ungefähr in derselben Ebene, wo auf Querschnitte die Atrioventrikularöffnung zum ersten Male angeschnitten ist. Hier beginnt die Niere sozusagen mit einem kleinen Zipfel, der sich so fest in dieser Ecke an die Perikardialwand anschmiegt, daß man schwerlich auch bei dieser Muschel eine Trennung von Perikardial- und Nierenwand konstatieren kann. Nicht weit hinter dem Vorderende der Nieren liegen medial- und ventralwärts die nach außen führenden Nierenöffnungen (vgl. Fig. 4 *np*). Das Lumen des großen Nierensackes nimmt nach hinten erheblich zu. Die beiderseitigen Nierenschenkel verdrängen schließlich die Vor-

höfe des Herzens ganz. Kurz hinter dieser Stelle, also noch in der vorderen Hälfte der ganzen Niere, treten die beiderseitigen Nierenabschnitte durch eine Querkommunikation (vgl. Fig. 24 *quk*) in Verbindung miteinander. Man bemerkt in dieser Gegend ein kompliziertes System von Falten, die den inneren Hohlraum der Niere in zahlreiche miteinander kommunizierende Hohlräume zerlegen. Wie schon Lang gesagt hat, ist eine eigentliche Kammerung nicht vorhanden, sondern es seien „Faltungen und Aussackungen" der eigentlichen Nierenwand (vgl. Lang 1900). Nach hinten zu, wo die Nierensäcke den Musculus retractor pedis posterior lateral umschließen, nehmen sie erheblich an Umfang zu, und es kommunizieren schließlich hinten beide Nierensäcke noch ventralwärts vom Retraktor, den sie schlauchförmig umschließen. Es sind also auffallenderweise zwei Querkommunikationen der Niere vorhanden, wenngleich auch die erste bedeutend weitlumiger ist und viel klarer das Bild einer Querkommunikation abgibt! Kurz vor der zweiten Verbindungsstelle hört die erstere vorn über dem Retraktor gelegene dorsale Querkommunikation auf, und die beiden Nierensäcke ziehen so weiter nach hinten, noch an der Ventralseite kommunizierend, bis sie schließlich nach Spaltung des Retractors pedis in die Musculi retractores pedis posteriores, die sich jetzt mehr und mehr schräg dorsalwärts voneinander entfernen, in zwei Hauptzipfel auslaufen. Abgesehen von kleineren Ausbuchtungen ist hier am hinteren Ende der Niere vornehmlich noch eine ventrale Aussackung zu sehen. Die dorsalen Ausläufer haben im weiteren Verlauf auf Querschnitten die Form von Dreiecken, deren innere Seiten sich eng dem Enddarm anpassen, so daß dieser hier wie in zwei Halbröhren liegend erscheint. Diese letztgenannten Zipfel verjüngen sich und endigen schließlich ganz dorsal über den Adductor posterior in der Nähe des Enddarms. Bekanntlich stehen die beiden Nieren mit dem Perikardialraum durch die Renoperikardialtrichter in Verbindung (vgl. Fig. 4 *rpt*, Fig. 24 *rpt*). Die Mündung ins Perikard liegt lateral der früher bereits genannten Keberschen Klappe, gleichfalls ganz in der Nähe des Cerebro-Visceralkonnektivs, dorsalwärts vom gemeinsamen Stamme der hinteren Retraktoren. In ihrem weiteren Verlaufe nach hinten steigen die sich an den Renoperikardialtrichter anschließenden engen Rohre ein wenig mit der Niere dorsalwärts an, aber immer liegen sie ventralwärts der Querkommunikation. Gleichzeitig nähern sie sich um ein Beträchtliches einander, verlaufen eine Strecke parallel zueinander, um dann nach hinten zu, wo die

hinteren Zipfel der Niere liegen, wieder auseinander zu gehen. Es mündet schließlich jeder Nierenkanal im hinteren dorsalen Teile ventral in die Niere. In seinem ganzen Verlaufe zeigt dieser Nierenkanal deutlich eine Rinne, in der er eingelagert ist (vgl. Fig. 4). Der kleinere Nierenkanal, der die Niere mit der Außenwelt in Verbindung setzt, ist von den meisten Autoren, die die Molluskenniere beschrieben und diesen Kanal gefunden haben, als ein überaus kleiner, schwer aufzufindender Schlauch hingestellt worden. Das kann ich von dem nach außen mündenden Kanälchen bei Tagelus nicht gerade behaupten. Wohl ist er im Verhältnis zum Renoperikardialtrichter überaus klein, doch kann man ihn auf allen meinen Serien sehr deutlich von der Außenmündung an verfolgen. Diese Mündung liegt, wie schon erörtert, zwischen Körper und Kiemen und ist auf dem betreffenden Querschnitt als deutlicher Spalt zu sehen. In seinem Verlaufe liegt er gewöhnlich dem Renoperikardialtrichter dicht an, an der Mündung etwas weiter entfernt davon. Er mündet dann schließlich, nachdem er noch eine kleine Schlinge gebildet hat, jederseits direkt in die Querkommunikation der beiderseitigen Nieren. Histologisch zeigt die Niere das normale Verhalten.

Genitalsystem.

Tagelus dombeyi ist getrennt geschlechtlich. Die Ovarien eines vorliegenden vollständig geschlechtsreifen Weibchens erfüllen sozusagen den ganzen Fuß, wo nur zwischen den einzelnen Muskelsepten Platz zur Entwicklung gelassen ist. Sie umgeben den tief im Fuß gelegenen Teil des Darms und schlingen sich teils durch bis zum Rücken des Tieres. In der Region des Magens werden sie durch die sich hier mächtig entwickelnde Leber mehr auf den mittleren, ventralen Teil des Fußes zurückgedrängt. Nach dem Verschwinden der Leberschläuche hinter dem Magen nehmen die Ovarialschläuche wieder den ganzen Fuß ein, bis sie mit dem Auftreten des Ausläufers des Fußes, des noch einheitlichen Stammes der hinteren Retraktoren, unterhalb der Herzgegend ihr Ende finden. Dieselbe Ausbreitung hat auch die Gonade des männlichen Tieres. Beide Gonaden münden gesondert von der Niere nach außen durch einen besonderen Ausführungsgang hinten am Ende des Fußes, zu beiden Seiten des vereinigten Stammes der M. retractores posteriores, unterhalb der Vorhöfe des Herzens vor der Niere. Die Mündungen sind ebenso wie

IGEL es bei Phaseolicama magellanica beschrieben hat, „rüsselartig“ vorgestülpt. An jeder Geschlechtsmündung will ich drei verschiedene Abschnitte unterscheiden, zunächst als den letzten Ausläufer der Leiter einen Hauptschlauch von runder Form mit demselben, allerdings stärker gefalteten Epithel, sodann den von diesem Hauptleiter sich lateralwärts erstreckenden dünneren schlauchförmigen Teil, der gleichfalls noch das mit dichten Cilien besetzte Epithel eines Leiters besitzt, und endlich die äußerste Partie der rüsselartig vorgestülpten Mündung, deren Epithel das einfache Körperepithel zu sein scheint ohne Wimperbesatz, woraus mit Recht auch IGEL den Schluß zieht, daß die Mündung eben durch Einstülpung des Körperepithels entstanden ist (vgl. IGEL 1907). Die die Mündungen umschließende Muskulatur ist stark entwickelt und besteht aus dünnen, äußeren Ringmuskelpartien und inneren Längsmuskelfasern und Bündeln. Das Epithel der männlichen Samenleiter besteht aus schmalen, verhältnismäßig hohen, dicht aneinandergedrängten Zylinderzellen, die mit dicht stehenden Wimpern besetzt sind (vgl. Fig. 15). Die zarte Basalschicht ist wieder wie beim Magen vorhanden. Die Zellen des weiblichen Leitungsepithels sind gleichfalls bewimpert, die Eischläuche selbst besitzen ein einschichtiges, flaches Follikelepithel, aus denen die Eier bekanntlich hervorwachsen, auf einem langen Stiele sitzend. Die Ovarialschläuche des vorliegenden Weibchens sind vollständig angefüllt mit Eiern der verschiedensten Reifestadien. Das hellere Keimbläschen enthält einen, bisweilen auch zwei starke spindelförmige oder auch runde Nukleolen, von denen dann der eine stets größer ist als der andere. Daneben finden sich noch viele kleinere Chromatinkörperchen überall im Keimbläschen vor (vgl. Fig. 29).

Sinnesorgane.

O t o c y s t e n. Die beiderseitigen Otocysten liegen gleich am Anfange des Pedalganglions, diesem lateral dicht an, zwischen dem Cerebro-Pleuro-Pedalkonnektiv und einem anderen kleineren Nerven, der zur Randmuskulatur des Fußes führt. Jede einzelne ist von einer festen zirkulären Bindegewebssubstanz umgeben. Eine zarte Membran konnte ich gleichfalls feststellen. Sehr eigentümlich verhalten sich die Zellen. Es schieben sich langgestreckte Zellen weit, bis ungefähr an den Otolithen heran, vor. Diese langen Zellen mit ihren unregelmäßig verlaufenen Seitenwänden stoßen mit ihren, dem Otolithen zu liegenden Wänden,

zusammen und gehen hier ineinander über, während sie — wenigstens an meinen Präparaten — mit dem übrigen größten Teil ihrer Seitenwände weit voneinander getrennt sind (vgl. Fig. 28). So müssen sie natürlich, wenn man die Blasenform der Otocyste bedenkt, selbst sternförmig vom Epithel ausgehen. In dem kleinen Hohlraum liegt, dicht von den distalen Enden der Zellen umgeben, der Otolith, der immer auf den Schnittpräparaten einen dunklen und konzentrisch geschichteten Kern erkennen läßt. — Es ist möglich, daß hier die Hörborsten fehlen oder sehr kurz sind, da hier ja die langen Zellen selbst bis dicht an den Otolithen heranreichen und die Funktion der Sinneshaare übernehmen. Der schon erwähnte Kern des Otolithen wird mehr organischer Substanz sein, wie auch v. Jhering (vgl. Jhering 1876) solche Kerne in den Otoconien erwähnt, die nach seiner Vermutung organische Substanz enthalten.

Osphradium. Die Osphradien scheinen mir bei vorliegender Muschel vollkommen zu fehlen oder doch rückgebildet zu sein. Wenigstens ist mir durchaus kein besonderer Höhenunterschied im Epithel an betreffender Stelle aufgefallen. — Sonstige Sinnesstellen bei Tagelus dombeyi habe ich bereits bei „Mantel und Siphonen" behandelt.

Ein neues hinteres palliales Sinnesorgan. Schließlich will ich noch ein sehr merkwürdiges Sinnesorgan beschreiben. In den nach hinten gerichteten distalen Muskelpartien des M. cruciformis liegt jederseits medialwärts gerichtet ein eigenartiger kurzer Gang, dessen vorderes Ende mit einem deutlichen Blutgefäße offen in Verbindung steht, und dessen hinteres blind im Muskel endet (vgl. Fig. 18*porg*). Das Blutgefäß hat seinen Ursprung in der hinteren Mantelgegend aus der hinteren Aorta. Das Epithel des Sinnesganges ist im Inneren des Muskels noch ein sehr niedriges, in dem Kommunikationsbereiche mit dem Blutgefäß jedoch hat es sich zu einem hohen Zylinderepithel entwickelt, dessen Zellen nach dem Lumen hin gerundet und mit langen dicht stehenden Wimpern besetzt sind (vgl. Fig. 27). Die Kerne der Zellen sind länglich oval geformt. Unterhalb des Epithels liegt noch eine etwas breitere, viele Kerne aufweisende Schicht, welche wohl aus Ganglienzellen besteht, allerdings auch nur an der Kommunikationsstelle. Zwischen den rundlichen Kernen liegen hin und wieder einzelne langgestreckte Kerne mit dichterem Chromatin. Vielleicht sind es Kerne von Stützzellen oder von Zellen anderer Bindesubstanzen. In diese Ganglien-

schicht führt lateralwärts ein deutlicher Nervenstrang hinein, der sich von dem ventralsten Teile des hinteren Mantelnerven abzweigt, den ich an meinem Material nur an einer Seite mit Sicherheit habe feststellen können.

Möglicherweise haben wir es bei diesem durch seine Lage und Struktur so auffallenden Organ mit einem Sinnesorgan zu tun, das dem Tiere eine Perzeption des in der Siphonalgegend herrschenden Blutdrucks und damit eine Regulation desselben ermöglicht.

Literaturverzeichnis.

1785. Chemnitz, Systematisches Conchylienkabinett, Bd. VIII.
1795. Ders., Systematisches Conchylienkabinett, Bd. XI.
1818. Lamarck, Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, 1. éd., Tome V, Paris.
1832. Sowerby, Genus Solenella; in: Proc. Zool. Soc., Vol. II, London.
1835. Lamarck, Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, 2. éd., par Deshayes et Milne-Edwards, Tome VI, Paris.
1835—43. D'Orbigny, Voyage dans l'Amérique meridionale.
1846. Meckel, Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere; in: Arch. Anat. Physiol.
1853. Philippi, Handbuch der Conchybiologie und Malacozoologie, Halle.
1853. Clessin, zitiert nach Philippi.
1854. Duvernoy, G. L., Memoires sur le systeme nerveux des Mollusques acephales; in: Mem. Acad. science, Paris.
1854. Hupé, Historia fisica y politica de Chile.
1857. Gray, Figures of molluscous animals selected from various authors, Vol. V, London.
1876. v. Jhering, Die Gehörwerkzeuge der Mollusken. Habil.-Schr.
1877. Ders., Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogonie der Mollusken.
1877. Dogiel, J., Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken; in: Arch. f. mikr. Anatomie.
1877. Foster, M. und Dew-Smith, A. G., Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken; in: Arch. f. mikr. Anatomie.
1877. Sabatier, Armand, Études sur la Moule commune (Mytilus edulis); in: Mem. Ac. Sc. Lett. Montpellier.
1877. Anatomie de la Moule commune; in: Ann. Sc. N.
1879. Carrière, J., Die Drüsen im Fuße der Lamellibranchier; in: Arb. zool. Inst. Würzburg, Bd. V.
1881. Spengel, J. W., Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Ein Beitrag zur Erkenntnis der Einheit des Molluskentypus; in: Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XXXV.
1885. Ziegler, Über die Entwicklung von Cyclas cornea Lam.; in: Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLI.
1886. Frenzel, Mikrographie der Mitteldarmdrüse der Mollusken, 1. Teil; in: Nov. Acta Acad. Leop.-Carol., Vol. XLVIII.

1886. MAYOUX, L'éxistence d'un rudiment céphalique, d'un système nerveux stomato-gastrique et quelques autres particularités morphologiques de la Pintadine; in: Bull. Soc. Philomath, Paris.
1886. THIELE, Die Mundlappen der Lamellibranchiaten; in: Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLIV.
1887. FISCHER, Manuel de Conchyliogie, Paris.
1887. PURDIE, ALEX, Studies in biology for New Zealand Students. No. 3: The anatomy of the common Mussels. New Zealand, Colon. Mus. u. Geol. Surv. Dep.
1888. GROBBEN, Die Perikardialdrüse der Lamellibranchiaten; in: Arb. zool. Inst. Wien, Bd. VII.
1888. RAWITZ, Der Mantelrand der Acephalen I; in: Jen. Zeitschr. Naturw., Bd. XXII.
1889. Ders., Leitfaden für histologische Untersuchungen, Jena.
1890. MÉNÉGAUX, A., Recherches sur la circulation dans les Lamellibranches marines. Thèse, Besançon.
1890. PELSENEER, Sur les otocystes des Nuculidae; in: Zool. Jahrb., Bd. IV, Anat.
1890. RAWITZ, Der Mantelrand der Acephalen II; in: Jen. Zeitschr. Naturw., Bd. XXIV.
1891. GROBBEN, Über den Bulbus arteriosus und die Aortenklappen der Lamellibranchiaten; in: Arb. zool. Inst. Wien, Bd. IX.
1891. PELSENEER, Contribution à l'étude des Lamellibranches; in: Arch. Biol., Tome XI.
1891. THIELE, Die Stammesverwandtschaft der Mollusken; in: Jena, Zeitschr. Naturw., Bd. XXV.
1892. RAWITZ, Der Mantelrand der Acephalen III; in: Jen. Zeitschr. Naturw., Bd. XXVII.
1894. PELSENEER, Introduction à l'étude des Mollusques, Bruxelles.
1897. FREIDENFELT, T., Das zentrale Nervensystem von Anodonta; in: Biol. Zentralbl., Bd. XVII.
1898. STEMPELL, Beiträge zur Kenntnis der Nuculiden; in: Zool. Jahrb., Suppl. IV.
1899. Ders., Zur Anatomie von Solemya togata Poli; in: Zool. Jahrb., Bd. XIII, Anat.
1899. Ders., Muscheln der Sammlung PLATE; ibid., Bd. XIII, Syst.
1899. PELSENEER, Les yeux cephaliques chez les Lamellibranches; in: Arch. Biol., Tome XVI.
1900. v. JHERING, The Musculus cruciformis of the Order Tellinacea; in: Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia.
1901. BLOOMER, The anatomy of British species of the Genus Solen, Pt. I; in: Journ. Malacology.
1901. Ders., The anatomy of British species of the Genus Solen, Pt. II; ibid.
1902. LIST, TH., Die Mytiliden des Golfes von Neapel.
1903. BLOOME, The anatomy of Pharella Orientalis, Dunker and Tagelus Rufus, Spengler, Pt. IV; ibid.
1903. Ders., The anatomy of certain species of Ceratisolen and Solecurtus; in: Journ. Malacology.

1907. Ders., Anatomy of Tagelus Gibbus and T. Divisus; in: Proceedings of the Malacological Society, Vol. VII, Part. 4.

1907. Drew, Gilman A., The circulatory and nervous systems of the Giant Scallop (Pecten tenuicostatus Mighels), with remarks on the possible ancestry of the Lamellibranchiata, and on a method for making series of anatomical drawings; in: Biol. Bull., Vol. XII.

? Abraham, P. S., Histology of Foot of Solen; in: Ann. of Nat. Hist., Vol. XI.

1911. Pelseneer, Les Lamellibranches de l'expedition du Siboga.

1912. Festschrift, gewidmet den Teilnehmern der 84. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Münster i. W., von der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft in Münster. — Eine Sammlung wissenschaftlicher Abhandlungen.

Zeichenerklärung für die Figuren.

a After
afr Außenfalte des Mantelrandes
ag Analganglion
am Amöbocyt
ap Adductor posterior
art Arterie
b Basalschicht
bdr Büssusdrüse
bg Buccalganglion
bl Blutgefäß
blk Blutkörperchen
buart Bulbus arteriosus
cb Buccalganglienkommissur
cpbc Cerebropleurobuccalkonnektiv
cpg Cerebropleuralganglion
cppc Cerebropleuropedalkonnektiv
cpvc Cerebropleurovisceralkonnektiv
cst Kristallstiel
cut Cuticula
di Darminhalt
drsch Drüsenschicht
emd Epithel des Magendarms
epmg Epithel des Magens
epw Epithel des Wulstes
fltr Flèche tricuspide
ha Hintere Aorta
ifr Innenfalte des Mantelrandes
kk Kebersche Klappe
lm Lebermündungen
mcr Musculus cruciformis
md Magendarm
mfr Mittelfalte des Mantelrandes
mi Mageninhalt
mu Mucindrüse
mp Mantelrandpapillen
n Nerv
na Nervus atrii
naa Nervus adductoris anterioris
nab Nervus appendicis buccalis
nap Nervus adductoris posterioris
nbr Nervus branchialis
np äußerer Nierenporus
npama Nervus pallialis anterior major
npami Nervus pallialis anterior minor
npp Nervus pallialis posterior
ns Nervus sympathicus
nr Nervus renalis
oav Ostium atrioventriculare
oes Ösophagus
osphrg Osphradialganglion.

ot	Otocyste	*rm*	Ringmuskulatur
pgl	Pedalganglion	*rpt*	Renoperikardialtrichter
po	Bildungsstätte des Periostracums	*siphn*	Siphonalnerv
		v	Ventrikel
porg	palliales Organ	*vak*	Vordere Aortenklappe
quk	Querkommunikation	*vg*	Visceralganglion

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XII—XIV.

Fig. 1. Ein Exemplar von Tagelus dombeyi in seiner natürlichen Größe photographiert.

Fig. 2 *a*. Zentrales Nervensystem mit den Hauptstämmen der peripheren Nerven und dem sympathischen Nervensystem in der natürlichen Lage, von der Dorsalseite aus gesehen. Die Mantelhälften sind dorsalwärts auseinandergeklappt. Rekonstruktion nach Messungen an einer Transversalschnittserie. — Fig. 2 *b*. Die Cerebro-Pleuralganglien.

Fig. 3. Verdauungskanal und Herz in ihrer natürlichen Lage, von der rechten Seite aus gesehen. Konturen der verdeckten Teile punktiert. Rekonstruktion hauptsächlich nach makroskopischen Präparationen unter Berücksichtigung der durch die Schnittserien gewonnenen Bilder.

Fig. 4. Niere der rechten Seite, von links gesehen. Konturen der verdeckten Teile punktiert. Rekonstruktion nach Messungen an einer Transversalschnittserie, etwas schematisiert.

Fig. 5. Aus einem Transversalschnitt durch den Ösophagus.

Fig. 6. Transversalschnitt durch den „Magendarm".

Fig. 7. Ein Stückchen eines Mazerationspräparates in Wasser. Verästelung der Leberschläuche.

Fig 8. Transversalschnitt durch den Dünndarm.

Fig. 9. Aus einem Transversalschnitt durch den Dünndarm.

Fig. 10. Transversalschnitt durch den Enddarm.

Fig. 11. Transversalschnitt durch den Fuß.

Fig. 12. Aus einem Transversalschnitt durch den Enddarm.

Fig. 13. Transversalschnitt durch die Mantelperikardialdrüsenschläuche.

Fig. 14. Aus einem Schnitt durch einen Lebertubulus.

Fig. 15. Ein Schnitt durch einen Samenleiter.

Fig. 16. Aus einem Transversalschnitt durch den Fuß im Bereich der rudimentären Byssusanlage (Mikrophotographie).

Fig. 17. Aus einem Transversalschnitt durch den Fuß im Bereich der rudimentären Byssusanlage (Mikrophotographie).

Fig. 18. Aus einem Transversalschnitt durch den ventralen Mantelrand im Bereich der hinteren distalen Enden des Musculus cruciformis (Mikrophotographie).

Fig. 19. Transversalschnitt durch den ventralen Mantelrand (Mikrophotographie).

Fig. 20. Transversalschnitt durch die vordere Aortengegend (Mikrophotographie).

Fig. 21. Transversalschnitt durch die hintere Aortengegend (Mikrophotographie).

Fig. 22. Transversalschnitt durch die hintere Aortengegend, etwas weiter nach hinten als in Fig. 21 (Mikrophotographie).

Fig. 23. Transversalschnitt durch die vorderste Herzgegend (Mikrophotographie).

Fig. 24. Transversalschnitt durch die beiderseitigen Nierenschenkel in der Gegend der ersten Querkommunikation (Mikrophotographie).

Fig. 25. Transversalschnitt dnrch den Analsipho.

Fig. 26. Die Verwachsungsstelle der ventralen Mantelränder, von der Ventralseite aus gesehen. In dem Verwachsungsseptum der Musculus cruciformis.

Fig. 27. Ein stark vergrößertes Bild der Kommunikationsstelle des neuen hinteren pallialen Sinnesorgans mit einem Blutgefäße der hinteren Mantelgegend.

Fig. 28. Transversalschnitt durch die Otocyste.

Fig. 29. Schnitte durch verschieden alte Eierstockseier.

Fig. 30. Transversalschnitt durch den Magen.

Fig. 31. Aus einem Schnitt durch die Mundlappen.

Der Hoden von Culex pipiens L.

(Spermatogenese, Hodenwandungen und Degenerationen.)

Von

Franz Lomen (Stolberg [Rhl.])

Mit 55 Figuren im Text.

Einleitung und Literaturbesprechung.

Die vorliegende Arbeit schließt sich inhaltlich an die im hiesigen zoologischen Institut von H. Heimann angefertigte Inaugural-Dissertation an „Über den Eintritt der Geschlechtsdifferenzierung bei den Larven von Culex pipiens"; und zwar wurde mir von meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. W. Stempell, die Aufgabe gestellt, den weiteren Verlauf der genetischen Entwicklung der Samenzellen sowie der histologischen Differenzierung der gesamten Hodenanlage während der Dauer des Puppenstadiums bis zum Eintritt der völligen Geschlechtsreife bei dieser Mücke festzustellen, weiterhin dann die gewonnenen Tatsachen kritisch zu erklären an Hand der über diese Materie aufgestellten Theorien und Hypothesen und gegebenenfalls an dem Beispiel von Culex pipiens letztere auf ihre Stichhaltigkeit zu prüfen. Doch möchte ich gleich bemerken, daß die volle Lösung dieser Aufgabe nur in bescheidenem Maße gelingen konnte, da ich zu einer relativ endgültigen Klärung der Verhältnisse über das Studium der männlichen Geschlechtszellen hätte hinausgehen und zum Vergleich weibliche Geschlechtszellen, sowie auch ganz besonders embryonale und somatische Zellen heranziehen müssen; die Untersuchung dieser soll jedoch den Stoff einer besonderen Arbeit bilden.

Ich beginne mit einer Besprechung der über die Sexualanlagen der Culiciden vorhandenen Literatur, und zwar habe ich auf dieselbe nur soweit Rücksicht genommen, als sie sich mit der Morphologie und Histologie des Hodens befaßt. Meine Bemerkungen gelten auch nur, soweit die Abhandlungen diesen

Teil betreffen. Keine Rücksicht habe ich auf Ausführungsgänge, Ejakulationsapparat usw., sowie die ganze Oogenese genommen.

Die ersten Angaben sind in Anbetracht der schwierigen Untersuchungsverhältnisse sehr dürftig und beziehen sich nur ganz allgemein auf die äußere Morphologie des Hodens.

Der alte (1851) DUFOUR (12)[1], der mit unermüdlichem Eifer makroskopisch an das Studium sovieler Dipteren herangetreten ist, hat uns das Ergebnis seiner Untersuchung über den Hoden von Culex pipiens in dem einen Satze hinterlassen: „Les testicules du Cousin placés vers le tiers postérieur de la cavité abdominale, sont deux glandes oblongues, cylindroides, blanches" (p. 208).

Ein wenig eingehender sind schon die Angaben, die 1890 HURST (28) über Culex species? macht; doch gehen auch diese nur wenig über allgemein morphologische Tatsachen hinaus; sie seien im folgenden wiedergegeben:

„Of the reproductive organs, the ovaries (or testes) are present in the larva as a pair of fusiform bodies lying in the sixth segment (of the abdomen) at the side of the intestine. Each is enveloped in a »peritoneal« layer of flattened cells. During pupal life this investment grows backwards to form the paired oviducts of the female, or the anterior part of the vasa deferentia of the male" (p. 187).

„The testes are chambered organs, the spermatozoa in the hinder chambers being more advanced in development than those in the anterior ones, and these hinder chambers seem to take the place of vesiculae seminales" (p. 189).

Beachtenswert für die Morphologie des Hodens sind dann die Ausführungen CHOLODKOWSKYS (10) 1905. Sowohl speziell über C. annulatus, wie auch im allgemeinen Teil hat er einige auch für C. pipiens zutreffende Einzelheiten beschrieben. Seine Untersuchung widmet er den verschiedenen Hüllschichten des Dipterenhodens und tut dabei auffälliger im Hoden vorkommender anormalen Zellen Erwähnung. Ich werde im Laufe der Arbeit Veranlassung haben, darauf zurückzukommen.

Eine größere Arbeit, die auf die morphologische, histologische und zum Teil auch spermatogenetische Entwicklung des Hodens von C. pipiens eingeht, hat dann 1907 KULAGIN (31) geliefert.

---

1) Die vollständigen Titel mit Jahreszahl sind in dem Literaturverzeichnis am Ende der Arbeit zusammengestellt.

Seine Absicht, die Ausführungen Cholodkowskys „wesentlich zu ergänzen" ist leider nicht in dem gewollten Umfange gelungen. Die Schuld daran bin ich geneigt, einer mißglückten Konservierung seiner Objekte zuzuschreiben. Histologische Einzelheiten kommen denn auch nur selten in Betracht; und der spermatogenetischen Betrachtung konnten nur einige Zeilen gewidmet werden, da das Material für feinere Untersuchungen versagte, oder, wie Kulagin sagt, weil die Zellelemente bei C. pipiens „winzig klein" seien. Im einzelnen werde ich bei Gelegenheit auf diese Arbeit zurückkommen müssen.

Erfreulich sind die Dipterenarbeiten, die in den Jahren 1908, 1910 und 1911 von Stevens (48—50) herausgekommen sind. In der ersten bespricht sie eine Reihe Musciden; in der dritten behandelt sie zwei Anopheles-Arten und Theobaldia incidens und führt zum Vergleiche einige Figuren von C. pipiens an. Die eigentliche Culicidenarbeit ist die 1910 erschienene. Die untersuchte Species ist ihr zwar unbekannt geblieben; doch glaubt sie, die Resultate auch auf andere Culiciden ausdehnen zu können. Der Hauptzweck ihrer Arbeit ist der, die Existenz von ungleichartigen Chromosomen, Heterochromosomen, nachzuweisen. Ihre Untersuchungen gelten daher hauptsächlich den Teilungsstadien, denen gegenüber die übrigen Phasen der Spermatogenese ziemlich in den Hintergrund treten. Und zwar hat sie die Reifeteilungen, besonders die erste, mit bewundernswerter, manchmal beinahe kleinlicher Sorgfalt studiert — ich denke da namentlich an die sogenannten „synaptischen" Phänomene. Bei diesem Kapitel habe ich mich daher kurz fassen können. In manchen Punkten zwar, namentlich auch bei theoretischen Erwägungen, stehe ich ihrer Ansicht skeptisch, wenn nicht ablehnend, gegenüber. Es mag noch erwähnt sein, daß sie zur Untersuchung fast ausschließlich durch Mazeration gewonnene Präparate benutzt, daß ihre Zeichnungen teils schematischen Charakter tragen, und sie auch in ihren Ausführungen manchmal des Vorwurfs zuweitgehender Schematisierung wohl nicht freizusprechen ist, — Punkte, die vielleicht Wassilief (51) veranlaßt haben, ihren Arbeiten die wissenschaftliche Exaktheit abzusprechen. Es ist das sicher zu weit gegangen.

Als letzter hat dann 1913 Heimann (22) in seiner schon erwähnten Dissertation die Entwicklung des Hodens von C. pipiens bis zu Anfang des Puppenstadiums verfolgt. Seine Hauptaufgabe war, den Eintritt der Geschlechtszellendifferenzierung bei den

jungen Larven festzustellen, eine Aufgabe, der er sich durch Untersuchung einer ganzen Reihe von Larvenstadien, von älteren zu jüngeren übergehend, unterzogen hat. Ich habe im Laufe meiner Arbeit vielfach Gelegenheit genommen, auf seine Ausführungen zurückzukommen, ohne dabei jedoch, wie ich gleich erwähnen will, mich überall seiner Ansicht anschließen zu können.

Auf die ganze Fülle der Literatur, die verwandte Gebiete, namentlich auch theoretische Probleme behandelt, und die sich an Namen wie Hertwig, Goldschmidt, Fick, Boveri, Buchner usw. anknüpft, einzugehen, erübrigt sich hier. Soweit sie von mir durchgearbeitet wurde, ist sie in das Literaturverzeichnis am Ende der Arbeit aufgenommen, wobei ich bemerken will, daß diese Sammlung vielfach vom Zufall abhängig gewesen ist.

Aus dem Vorhergehenden ergeben sich als Richtlinien für meine Arbeit: die Vervollständigung der bestehenden Literaturangaben, darunter die Behandlung einzelner Phasen der Spermatogenese, der ganzen Histologie der Hodenwandungen und der Degeneration von Samenzellen, sowie weiter die Besprechung der gewonnenen Tatsachen an Hand der herrschenden Theorien.

Bevor ich zur eigentlichen Arbeit übergehe, liegt es mir ob, eine Pflicht des Dankes zu erledigen. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. W. Stempell, sage ich aufrichtigen Dank für die mannigfachen Anregungen und das Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat.

Materialsammlung und Technik.

Das Material für meine Arbeit verschaffte ich mir auf Streifzügen durch die Umgebung Münsters. In Straßengräben, Tümpeln auf Wiesen, Feldern, in Wäldern und in der Nähe von Gehöften, die ich anfangs des Sommersemesters 1912 absuchte, fand ich sehr selten und nur vereinzelt die gewünschte Spezies, wohl aber manchmal bis vier verwandte Arten. Ich suchte dann Heimanns Fundort, den Abwässertümpel der Aa, auf, jedoch auch hier ohne den gewünschten Erfolg, solange dieser ganz mit Lemna überwachsen war. Erst als Ende Mai die Lemnadecke fast vollständig verschwunden war und heißes Sommerwetter eingesetzt hatte, fand ich plötzlich diesen Schmutztümpel mit Culex pipiens-Larven übervölkert. Culex pipiens scheint also von sämtlichen hier vorkommenden Culiciden ausgerechnet das schmutzigste Wasser zu lieben respektive vertragen zu können.

Schon vor Ostern hatte ich in Kellern überwinternde Weibchen gefangen und unter ein Drahtnetz gesetzt. Einige Wochen vor Pfingsten gingen sie ein, ohne zur Eiablage geschritten zu sein. Nicht besser ging es mir mit den aus den Puppen ausgeschlüpften Imagines; Männchen und Weibchen gingen schon nach 3—4 Tagen zugrunde, ohne den Geschlechtsakt ausgeübt zu haben.

Zur Verwendung kamen Larven, Puppen und Imagines der verschiedensten Altersstadien. Ich konservierte zunächst mit einem heißen Gemisch gleicher Teile Sublimat und Alkohol, dem ich einige Tropfen Eisessig zugesetzt hatte. Soeben der Larvenhaut entschlüpfte Puppen streckten sich, sobald sie mit der heißen Flüssigkeit übergossen wurden, gerade aus, nahmen dabei eine feine hellgrau bis grüne Farbe an und ließen sich wegen ihrer noch ganz dünnen Chitinhaut sehr gut zur weiteren Verarbeitung benutzen. Puppen von nur einigen Stunden Alter sind schon auffallend dunkler gefärbt und bleiben leicht gekrümmt, während es bei älteren Puppen einigermaßen schwer fällt, sie in eine zum Schneiden geeignete Lage zu bringen. Das Gleiche gilt in Farbe und Härte der Chitinhaut für die Imagines.

Mit dem so behandelten Material machte ich jedoch bei der Untersuchung unangenehme Erfahrungen. Die Fixierflüssigkeit erwies sich für meine Zwecke vollkommen unzureichend. Vielleicht, daß die Schwierigkeit bei Culex liegt. Damit die Fixierflüssigkeit besser eindringe, schnitt ich daher die Culices bei der Konservierung mitten durch. Außerdem variierte ich ihre Zusammensetzung; ich gebrauchte:

8 bis 9 Teile konzentrierte Sublimatlösung,
3 „ 4 „ absoluten Alkohol

und setzte dem Gemisch bis 4% Eisessig hinzu, um die Kernstrukturen scharf hervortreten zu lassen. Dieses Gemisch ließ ich heiß 10—15 Minuten einwirken und erzielte dabei gute Resultate. Ältere Stadien mit dicker Chitinhaut brachte ich, nachdem ich sie in dieser Mischung abgetötet hatte, in HENNINGsche Flüssigkeit, die ich je nach dem Alter 8—24 Stunden einwirken ließ. Da letztere auch gut fixiert, stellt sie ein ausgezeichnetes Mittel zur Insektenkonservierung dar. Weniger umfassende Versuche stellte ich mit einem der ZENKERschen Lösung ähnlichen Gemisch an, das ich mir wie folgt zusammensetzte:

1 Teil Kaliumbichromat (5%ige wässerige Lösung),
1 „ konzentrierte Sublimatlösung und dazu
1% Eisessig. Ich unterließ es leider, die günstigste

Zusammensetzung dieses Gemisches auszuprobieren; doch erwies es sich auch so vortrefflich für manche Untersuchungen, bei denen die vorige Fixierung versagt hatte. Einwirkung bis 24 Stunden. Geringeren Wert legte ich auf das FLEMMINGsche Chrom-osmiumessigsäure-Gemisch, da die mit ihm behandelten Objekte sehr spröde waren und die Schnitte bei der Weiterbehandlung meist wegschwammen. Vielleicht lag es an der Qualität der Lösung!

Das fixierte Material wurde — bei den beiden letzten Methoden nach voraufgegangener Entwässerung — durch die Reihe der Alkohole hindurchgeführt und bei dem Sublimatmaterial hiermit zugleich durch Zusetzen einiger Tropfen Jodtinktur oder Jodkaliums das Ausziehen des Sublimats vorgenommen. Aus dem absoluten Alkohol wurde das Material in Xylol, Benzol oder Chloroform und hieraus im Thermostaten ganz allmählich in Paraffin übergeführt. Die Einwirkung der verschiedenen Flüssigkeiten dauerte je etwa 2 Stunden. (Benzol zeigte bei manchen Vorzügen den Nachteil, daß es das Gewebe sehr spröde macht.) Mein Material erlaubte mir gute Mikrotomschnitte bis herunter zu 3 μ. Für die meisten Untersuchungen kamen Schnitte von 3—4 μ in Anwendung. Die Objektträger wurden mit einer kaum merklichen Schicht von Eiweißglyzerin versehen und die Schnitte, um sie glatt und möglichst uneingeschrumpft zu erhalten, mit ziemlich viel Wasser aufgeklebt, das ich dann auf dem Thermostaten verdunsten ließ.

Außer einigen Totalfärbungen in Hämatoxylin, die ich anfangs machte, um auf bequeme Weise Übersichtsbilder zu bekommen, bediente ich mich nur der Schnittfärbungen. Zunächst färbte ich in gewöhnlicher Hämatoxylinlösung und differenzierte mit Wasser, das ich durch einige Tropfen Salzsäure angesäuert hatte; doch war die Differenzierung niemals hinreichend genug, um auf feinere histologische Einzelheiten eingehen zu können. Ich wandte mich darum anderen Färbungsmethoden zu. Die besten Resultate erzielte ich mit der HEIDENHAINschen Eisenhämatoxylinfärbung. Zwar kostete es mir einige Zeit und manche Präparate, ehe ich die für mein Objekt geeignetste Technik gefunden hatte. Ich benutzte eine 2%ige wässerige Eisenalaunlösung, ließ die Schnitte darin etwa 4 Stunden, brachte sie dann durch Wasser in eine ½%ige wässerige Hämatoxylinlösung und nach einer halben Stunde wieder durch Wasser in eine ½%ige Eisenalaunlösung. Hierin blieben die Schnitte etwa 20—30 Sekunden und länger, bis der gewünschte Grad der Differenzierung erreicht war, was ich unter dem Mikro-

skop bei starker Vergrößerung verfolgte. Ich wählte letztere Flüssigkeit so schwach, weil sonst die Differenzierung zu schnell und zu unkontrollierbar vor sich geht. Darauf spülte ich einige Minuten in fließendem Wasser ab und führte dann durch die Alkohole und Xylol die Schnitte in Kanadabalsam über. Abwechselnd färbte ich die Schnitte durch sekundenlanges Eintauchen in eine schwache alkoholische Eosinlösung oder auch in einer Boraxkarminlösung nach, was sich für manche Untersuchungen zweckmäßig erwies. Von anderen Färbungsmethoden erwähne ich noch die OBSTsche (39) Nukleolenfärbung.

Zur Anleitung dienten mir hierzu: STEMPELL (47), LEE-MAYER (33), die Enzyklopädie der mikroskopischen Technik, Bd. I u. II, sowie verschiedene Arbeiten aus der „Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie.“

HEIMANN hat als Fixierflüssigkeit das von mir zuerst versuchte Gemisch gleicher Teile Alkohol und Sublimat benutzt und zur Tinktion ausschließlich die gewöhnliche Hämatoxylinlösung angewandt. Da jedoch das Hämatoxylin alle Zellelemente so stark färbt, daß eine strenge Beurteilung derselben unmöglich wird, so mußte ihm die geringere Güte seines Fixiermittels verborgen bleiben. KULAGIN hat seine Technik nicht angegeben. STEVENS legt weniger Wert auf Schnittpräparate. Sie preßt den Hoden aus, fixiert und färbt die Samenelemente in Aceto-carmin und erhält so Präparate, die sich unter günstigen Bedingungen einige Wochen halten sollen. Abgesehen davon, daß diese keine Schrumpfung, sondern höchstens eine kleine Quellung aufwiesen, lieferten sie den Vorteil vollständiger Kernbilder. Ob letzteres ein Vorteil ist bei den starken Vergrößerungen, mit denen man zu arbeiten gezwungen ist, weiß ich nicht. Da ich diese Methode nicht angewandt habe, will ich mir kein Urteil darüber erlauben.

Anfangs benutzte ich bei der Untersuchung $^1/_{12}$ Ölimmersion, später die LEITZsche apochromatische Ölimmersion 2,00, Apertur 1,32, sowie Okular 4 und die Kompensationsokulare 12 und 18. Zu Messungen diente mir Meßokular 2. Die Zeichnungen wurden vergrößert entworfen. Die richtigen Größen der gezeichneten Bilder sind in der Arbeit angegeben.

Das Puppenstadium von Culex pipiens.

Die aus der Larve ausschlüpfende Puppe, bekanntlich eine „Puppa libera“, ist kleiner als diese, etwa 6—7 mm lang, un-

durchsichtig, dorsoventral abgeplattet, ventralwärts eingekrümmt und bekannt durch ihre bei Reizung erfolgenden intensiven hin- und herschnellenden Bewegungen. Das Abdomen ist noch immer deutlich von Kopf und Thorax unterscheidbar, welch letztere beide in einer maulkorbähnlichen Hülle eingeschlossen scheinen, die auch noch den ersten Abdominalsegmenten anliegt.

Das Puppenstadium dauert bei Zimmertemperatur etwa 3 Tage. Die Angabe von 8 Tagen, die sich vielfach findet, dürfte wohl nur für sehr kühle Witterung gelten. Man hat die Theorie von einer konstanten Wärmemenge aufgestellt, die ein Tier zur Abwicklung ein- und desselben Stadiums immer wieder nötig habe. Sicherlich wirkt die Temperatur ganz entschieden auf die protoplasmatischen Prozesse ein; ebenso sicher ist aber auch, daß daneben noch eine ganze Reihe anderer Faktoren in Frage kommen. Mit Vernachlässigung dieser hat man die Gleichung aufstellen wollen „Temperatur $\times$ Zeitdauer der Entwicklung = constans“ (= der „Wärmemenge“). Eine solche Gleichung kann natürlich nur Gültigkeit haben innerhalb gewisser Temperaturgrenzen, außerhalb derer sie illusorisch wird. Aus dieser „Temperaturspanne“ folgt aber ohne weiteres die Existenz eines Temperaturoptimums. Und die ganze Theorie wird dann identisch mit längst bekannten Sätzen.

Da jedoch im Puppenstadium von Culex pipiens manche der, wie erwähnt, zu berücksichtigenden Faktoren, wie Ernährung und Einwirkung der Luft, fortfallen, somit obige Gleichung in den zu beobachtenden Grenzen hier nahezu zutrifft, will ich die betreffenden Zahlen hier anführen: die Wärmemenge ist annähernd gleich, rund 60 [Tage $\times$ Grad C]. Die Dauer des Puppenstadiums schwankte nämlich zwischen $2\frac{1}{4}$ Tage (kürzeste Dauer) bei über 25^{0} (Zimmertemperatur im Hochsommer) und $3-3\frac{1}{4}$ Tage (längste beobachtete Dauer) bei gewöhnlicher Zimmertemperatur (18^{0}—20^{0} C).

Während des Puppenstadiums gehen im Innern des von der Außenwelt fast abgeschlossenen Tieres umgreifende Veränderungen vor sich, um die wasserbewohnende Larve zu der beflügelten Imago umzugestalten. Am charakteristischsten ist die Umwandlung der inneren Organe, die durch die sogenannte Phagocytose vollzogen wird. Auf den Prozeß der Phagocytose, sowie auf den Streit über das gegenseitige Verhältnis von Phagocytose und Metamorphose einzugehen, würde hier zu weit führen. Nicht betroffen von derselben werden die Geschlechtsanlagen. Einen ursächlichen Zusammenhang zwischen Metamorphose und der Ent-

wicklung der Geschlechtszellen will ich ebenfalls hier nicht behandeln. Die Entwicklung der letzteren geht während des Puppenstadiums sehr schnell vor sich, um so intensiver, je kürzer dasselbe dauert, so daß die Geschlechtszellen zu Anfang des Imagostadiums durchweg die gleiche Entwicklungsstufe erreicht haben. Diese Tatsache zeigt, daß es vergebliche Arbeit ist, bei der Materialsammlung übermäßig Wert auf die Erlangung festbestimmter Altersstadien zu legen, wenn man nicht die Dauer des Puppenstadiums dabei bemerkt.

Kurz vor der letzten Häutung streckt sich die Puppe, die Hülle bricht am Kopfende durch, und ihr entsteigt die Imago.

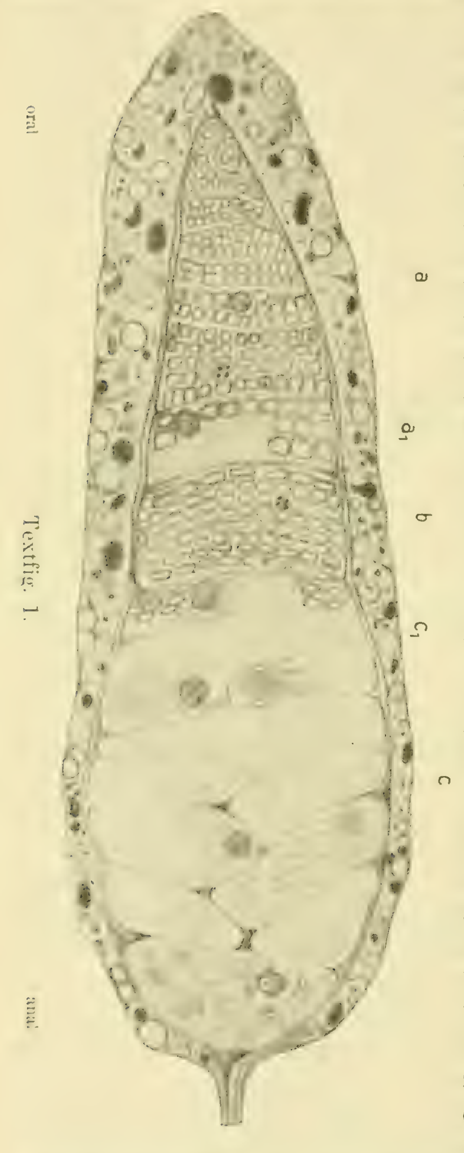
Spermatogenese von Culex pipiens.

Die Hodenanlage.

Im Bau der Hodenanlagen herrscht bei den Insekten die größte Mannigfaltigkeit. Eine Andeutung von segmentaler Anordnung kommt außer bei ganz niedrigstehenden überhaupt nicht mehr vor. Bei den Dipteren scheint die Gestalt der Hoden etwas einheitlicher zu sein; CHOLODKOWSKY (10) schreibt darüber p. 402: „Bei allen bis jetzt untersuchten Dipterenarten besteht der Hoden aus einem einzigen Follikel, der nicht selten lang und röhrenförmig (Asilus, Laphria, Myopa), häufiger aber eine viel kürzere und mehr gedrungene Gestalt hat (Musca, . . . Tipula, Culex)."

Der Hoden von Culex pipiens stellt ein länglich ellipsoides bis ovoides Gebilde dar, das am ovalen Ende in unausgebildetem Zustand meist in eine Spitze ausgezogen erscheint. Das Äußere des Hodens bilden zwei Hüllen, das Innere wird ganz von Samenzellen ausgefüllt. Diese liegen ohne jede Cysten oder Schlauchbildung frei, aber dicht gedrängt nebeneinander. Erst sekundär tritt vom analen Ende aus, mit der Entwicklung der Reifeteilungen gleichen Schritt haltend, eine von der inneren Hodenwandung ausgehende Kammerung ein, die die Samenzellen zu größeren Gruppen voneinander absondert. Ein Keimepithel ist nicht vorhanden. Am oralen Ende finden sich tief in die ernährende Hülle eingelassen die Keimzellen. Diese vermehren sich stark und rücken dadurch bei gleichzeitig erfolgendem Wachstum der Hülle immer weiter von ihren analwärts liegenden Teilprodukten ab, die in der Entwicklung den sich noch teilenden Keimzellen, den Spermatogonien, bald weit vor sind. Die Entwicklung schreitet also sozusagen vom oralen zum analen Ende hin fort. Diese Anordnung

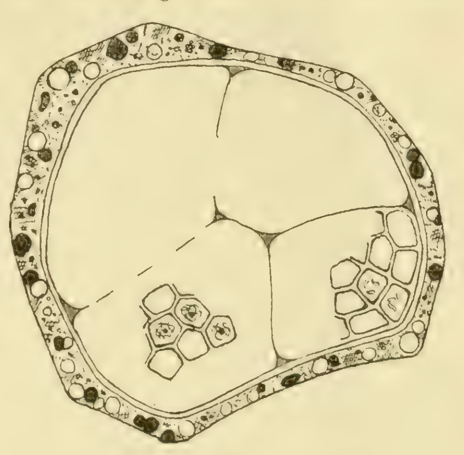
der Samenzellen gestattet auf Längsschnitten schöne Übersichtsbilder über die Aufeinanderfolge der spermatogenetischen Stadien. Da ich Übersichtsbildern in der Literatur nirgends begegnet bin, habe ich es nicht unterlassen, hier einige beizufügen. Textfig. 1[1]) zeigt einen Längsschnitt durch den Hoden einer eben ausgeschlüpften Imago. Eine Vermehrungsperiode ist hier nicht mehr zu konstatieren; die im oralen Ende liegenden Samenzellen sind, vielleicht einige wenige ausgenommen, schon Spermatocyten der Wachstumszone (*a*). Das Ende derselben nehmen die ausgewachsenen Spermatocyten I. Ordnung ein (a_1). Ein folgender kleinerer Abschnitt des Hodens bringt uns die Reifungszone (*b*). In dieser teilen sich die Spermatocyten I. Ordnung zu solchen II. Ordnung, und aus diesen gehen durch eine zweite Teilung die Spermatiden hervor. Die ganze anale Hälfte wird von der Bildungszone (*c*) eingenommen. Die jungen Spermatiden (c_1) nehmen längliche Gestalt an und bilden sich zu den Spermatozoen aus, die bei diesem Altersstadium fast die Hälfte des ganzen Hodens einnehmen. Die Länge des Hodens einer eben ausgeschlüpften Imago beträgt ca. 700 μ, seine größte Breite ca. 170 μ. Bei



Textfig. 1.

1) Eine Erklärung aller Figuren findet sich am Ende der Arbeit zusammengestellt.

einem Puppenstadium von 0 Stunden sind die entsprechenden Zahlen ca. 400 und ca. 100 μ. Das Ende des Hodens nehmen dort die Reifungsteilungen ein, während gut zwei Drittel des oralen Teiles von den Spermatogonien der Vermehrungszone und den Spermatocyten der Wachstumszone eingenommen werden. Textfig. 2 stellt einen Querschnitt durch das Ende der Wachstumszone dar.



Textfig. 2.

Die Vermehrungszone.

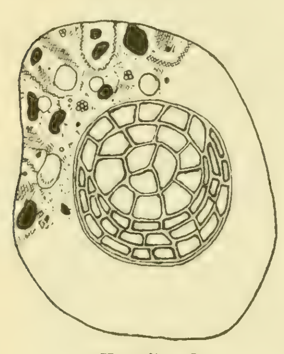
Die Konservierung der ersten Spermatogonienstadien läßt bei der von mir angewandten Sublimat-Alkohol-Eisessig-Methode (S.-A.-E.-Methode) zu wünschen übrig. Die Fixierflüssigkeit drang hier am oralen Ende des Hodens, wahrscheinlich wegen der dortigen Dicke der Umhüllungsschicht, verhältnismäßig schlecht in die Keimzone ein, so daß die äußersten Spermatogonien der Untersuchung kein so günstiges Bild boten, wie die übrigen durchweg gut fixierten Samenzellen. Insbesondere machte dies mir bei diesen Objekten das Studium der Spermatogonienteilungen unmöglich. Die Chromosomen waren zum Teil körnig auseinandergerissen, zum Teil hatte sich ihr Chromatin zu unentwirrbaren Körpern zusammengeballt. Die Ruhestadien [1]) entsprechen mehr ihrem natürlichen Zustande — soweit man überhaupt von einem natürlichen Zustand der behandelten Objekte sprechen darf, und ebenso war die äußere Gestalt der Zellen und Zellkerne gut getroffen. Diese Bilder zeigen große Ähnlichkeit mit denen HEIMANNS, nur daß die von mir angewandte distinktere Eisenhämatoxylin-(E.-H.-) Färbung die ungünstige Fixierung mehr hervortreten ließ. Sehr zustatten kam mir unter diesen Umständen die Kaliumbichromat-Sublimat-Eisessig- (K.-B.-S.-E.-) Fixierung, die mir nicht

1) Ich gebrauche den Namen „Ruhestadium", der sich für die nicht in Teilung begriffenen Zellstadien eingebürgert hat, nur der Kürze halber, ohne mich um die in dem Worte liegende Bedeutung zu kümmern.

nur gute Kontrollbilder lieferte, sondern auch gerade die Stadien, die bei der anderen Methode schlecht getroffen waren, besonders also Teilungsbilder, ausgezeichnet wiedergab, während sie sich für andere Stadien wieder weniger brauchbar erwies.

Die Schnittpräparate, von denen die Untersuchungen der Keimzone hergenommen sind, stammen von 0—20 stündigen, also ganz jungen Puppenstadien. Dieser Umstand ermöglicht es mir, vergleichend auf die Untersuchungen HEIMANNS zurückzukommen, da dessen ältestes Objekt ein Larvenstadium vor der Verpuppung ist.

Die Hüllschicht sitzt dem Hoden oralwärts als eine feste Kappe auf. Die ersten Querschnitte gehen also durch dieselbe hindurch. Vom 6. bis 10. Schnitt (Dicke derselben s. p. 572) an erscheinen die ersten Keimzellen. Sie scheinen direkt in die Hüllschicht eingelassen zu sein und zeigen große Ähnlichkeit mit Zellen, die sich hier und da vereinzelt auf den vorigen Schnitten finden. Anfangs nur wenige, 2—5 . . . ., nehmen sie auf den folgenden Schnitten sehr schnell an Zahl zu und zeigen im Querschnitt (Textfig. 3) einen kompakten abgerundeten Komplex von Zellen, die sich stark von dem umhüllenden Gewebe abheben, ohne daß vorerst noch eine sie umgebende Membran sichtbar wäre. Es sind große runde Zellen mit großen Kernen, deren Chromatin sich körnig um einen Nucleolus lagert. Nähere Angaben vermag ich über diese ersten Kernbilder nicht zu machen. Es sind diese auch von HEIMANN untersucht worden.



Textfig. 3.

Sobald auf den Querschnitten eine größere Anzahl von Spermatogonien erscheint (10—20—40 und mehr), macht sich deutlich ein Unterschied in der Gestalt derselben bemerkbar (Textfig. 3) Die Schnitte zeigen in der Mitte des Hodens, manchmal auch mehr seitlich gelegen, einen Komplex von großen, rundlichen Zellen, den „Rundzellen“ HEIMANNS. Diesen fest anliegend finden sich in mehrfacher Schicht angeordnet kleinere, längliche, ziegelsteinartige Zellen, die „Spiralzellen“ HEIMANNS. Diese letzteren stellen augenscheinlich KULAGINS (31) „innere Hülle aus spindelartigen Zellen“ dar. HEIMANN hat schon das Verkehrte dieser Ansicht bewiesen. Meine Präparate erlauben mir nicht, diese Zellen in so schroffen Gegensatz zu den übrigen Spermatogonien zu setzen,

besonders da sie, wie sich auf den folgenden Schnitten deutlich zeigt, von einer feinen Membran umgeben sind, derselben, die nach KULAGINS Ansicht bei höheren Entwicklungsstadien aus den „spindelartigen Hüllzellen“ erst entstehen soll. Ich komme auf diese Verhältnisse, soweit sie die Hodenwandungen betreffen, weiter unten (p. 614ff.) zurück.

Nach HEIMANN erklären sich die Spiralzellen durch eine rotierende Abschubbewegung der aus „einer indifferenten Zellenmasse sich abschnürenden“ Spermatogonien, denen eine seitliche Entfaltung durch die eng anliegende Hodenhülle verwehrt wird. Die Mechanik dieses Vorganges ist sehr gut denkbar, und ich neige da seiner Ansicht zu, jedoch mit einigen Modifikationen resp. Einschränkungen. Bei guter Konservierung fand ich den Unterschied in der Zellform zwischen den beiden Gruppen gar nicht so deutlich ausgeprägt, und die „Spiralzellen“ fand ich fast ausnahmslos in irgendeinem Teilungsstadium, so daß ich den Unterschied nicht nur in ihrer Lagebeziehung, sondern auch in den Vorgängen bei der Teilungsmechanik begründet finde. Aus mehreren Gründen scheint es mir daher nicht zweckmäßig, die Spermatogonien durch verschiedene Nominierung zu Gruppen auseinanderzureißen. Zunächst muß ich HEIMANNS Genealogie dieser zwei Zellgruppen gedenken. HEIMANN fügt nämlich der Formverschiedenheit eine genealogische hinzu. Er schreibt p. 11 und 12:

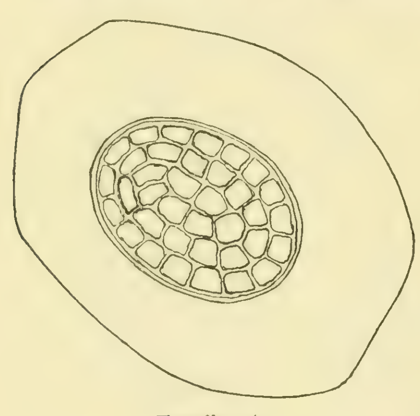
„In dem . . . Hodenlumen liegt eine Zellenmasse, welche einerseits aus . . . einander parallel angelagerten länglichen Zellen mit deutlichen Zellgrenzen . . ., andererseits aus einem . . . rundlichen Kerne, aber keine deutlichen Zellgrenzen aufweisenden Syncitium besteht. Diese Zellenmasse ist die eigentliche Keimzone. Auf dem folgenden Schnitt erkennt man noch mehr solcher länglicher Zellen und zwar allseits an der Keimzone . . . . .

„Ganz anders als die Spiralzellen verhalten sich die von ihnen umschlossenen Zellen, welche offenbar aus dem eben erwähnten Syncitium hervorgehen, und welche ich ihrer Gestalt nach als Rundzellen bezeichnen will.“

„In dem blinden, oralen Ende der Keimzone entstehen durch Abschnürung aus einer indifferenten Zellenmasse die Spiralzellen, während die Rundzellen den Rest jener Zellenmasse repräsentieren.“

Das Syncitium, die indifferente Zellenmasse, ist nun nach meinen Präparaten nicht vorhanden, sondern wahrscheinlich der Konservierungsmethode zuzuschreiben, wie ein Vergleich mit gut

fixiertem Material ergibt. Gleichwohl ist sogar eine sehr nahe Verwandtschaft zwischen den beiden Zellformen vorhanden. Darüber geben uns K.-B.-S.-E.-Präparate Aufschluß: Spiralzellen gehen aus Rundzellen hervor und umgekehrt, welch letzteres ja auch HEIMANN annimmt. Textfig. 4 zeigt uns die allmählichen Zwischenstufen. Der Schnitt ist etwas schräg gegangen. Auf der einen Seite liegen die langgestreckten Zellen: alles Teilungsstadien, zumeist sogar Telophasen; weiter zur Mitte hin schon mehr rundlich bis längliche Zellen: durchweg Prophasen und Anaphasen; die andere Seite nehmen die rundlichen Ruhestadien ein. Auch auf den folgenden Schnitten halten die Zellen, nachdem sie sich geteilt haben, am Rande noch eine Zeit lang die abweichende Form bei. Doch ist der Übergang zu den rundlichen Zellen in der Mitte ein kontinuierlicher und nur wenig auffallend. Der etwas auffällige Größenunterschied, wie er sich bei einigen Objekten zwischen den beiden Zellformen findet, mag seinen Grund darin haben, daß die Zellen am Rande schon eine Teilung mehr hinter sich haben. Direkt in die Augen springend ist aber der Unterschied bei der S.-A.-E.-Fixierung (Textfig. 3). Es scheint mir daher gar nicht unmöglich, daß die Formverschiedenheit zum Teil ihren Grund hat in einer Schrumpfungserscheinung, hervorgerufen durch die Fixierungsmethoden, hier also besonders durch die S.-A.-E.-Lösung; indem diese nämlich vorzüglich und zunächst eine Kontraktion der Hodenwandungen veranlaßte, mußten ihr die zunächst gelegenen Zellen nachgeben, und zwar um so mehr, je mehr disponiert für eine solche Deformation sie sich zeigten: ich glaube annehmen zu dürfen, daß die Zellen mit aufgelöstem Kern, also Teilungsstadien, derselben weniger Widerstand leisten konnten als die mit festgefügtem Kern, die Ruhestadien.



Textfig. 4.

Der Zellkern besitzt im Ruhestadium (Textfig. 5) einen großen kompakten Nucleolus (wie ich den Kernkörper ohne Rücksicht auf seine Natur, im Anschluß an seine Nominierung in der Literatur kurz bezeichnen will); um diesen herum ist meist ein feiner chro-

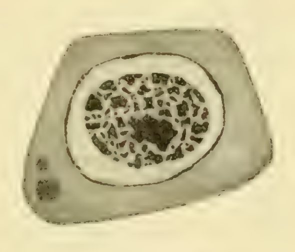
matinfreier Hof zu finden. Im übrigen füllt das Chromatin in mehr oder weniger kleinen Körnchen und Brocken das Innere des Zellkerns aus. Dieser nimmt einen großen Teil der Zelle ein; sein Durchmesser beträgt etwa drei Fünftel des Zelldurchmessers. Die Gestalt des Nucleolus wechselt etwas, meist ist sie rund bis oval, in manchen Fällen auch zackig und ungleichmäßig tingiert (Textfig. 6); doch ist letzteres vielleicht der Fixierung zuzuschreiben. Sein längster Durchmesser maß manchmal beinahe die Hälfte des Kerndurchmessers. Die Gestalt der Zelle war rundlich, und zwar nicht kugelig, sondern, wie es bei so fest zusammengefügtem Komplex von Zellen nicht anders möglich ist, polyedrisch mit abgerundeten Ecken. Diese Tatsache verkleinert noch den Unterschied zwischen den beiden erwähnten Zellformen.

Heimann macht allerdings etwas andere Angaben über die Spermatogonien, Angaben, die wohl auf die abweichende Konserservierung zurückzuführen sind. So nennt er p. 11 die Rundzellen

„kugelige Zellen von etwas variabler Größe, deren Kerne lange nicht so kompakt sind, wie die Spiralzellen, sondern einen mehr aufgelockerten Eindruck machen und als große blasenförmige Gebilde mit feinem Chromatingerüst fast den ganzen Innenraum der Zellen anfüllen."




Textfig. 5.



Textfig. 6.

p. 14 sagt er von den Spiralzellen:

„. . . . Ihre Kerne sind langgestreckt, das Protoplasma ist eine feine Haut, die die Kerne allseitig umgibt" (s. dazu seine Textfigg. 4—9).

Die gleichen Bedenken gelten Kulagins Angaben, wenn er von „runden Spermatogonienzellen" spricht, deren Kerne „kompakt" seien und sich „intensiv mit Kernfarben" färbten.

Die Spermatogonien zu Anfang der Keimzone messen[1]) 4 bis 4,5 Teilstriche im Durchmesser. Sie nehmen dann infolge der Teilungen an Größe ab, bis sie zu Ende der Keimzone noch etwa

1) Gemessen mit Meßokular 2 und Leitz Imm. apochr. 2.00 Apert. 1,32.

2,5 Teilstriche im Durchmesser zeigen. Die langgestreckten Teilungsstadien hatten einen längsten Durchmesser von 4,5—5 Teilstrichen. Feinere Messungen auszuführen, z. B. das Verhältnis zwischen Zell- und Kerngröße im Laufe der Vermehrungsteilungen auszumessen, war mir bei den kleinen Zellen und den zu Gebote stehenden Meßinstrumenten nicht möglich. Die großen Zellen zu Anfang der Keimzone betrugen also, roh gerechnet, etwa das Vier- bis Fünffache des Volumens derjenigen zu Ende der Keimzone. Daraus jedoch auf die Anzahl der stattgehabten Teilungen schließen zu wollen, halte ich für unstatthaft, da die Teilungen, wie ich an einem von mir hergestellten Larvenpräparat feststellen konnte, im Hoden periodisch stattfinden, und in den dazwischen liegenden Ruhestadien doch sicherlich eine Wachstumszunahme stattfinden wird.

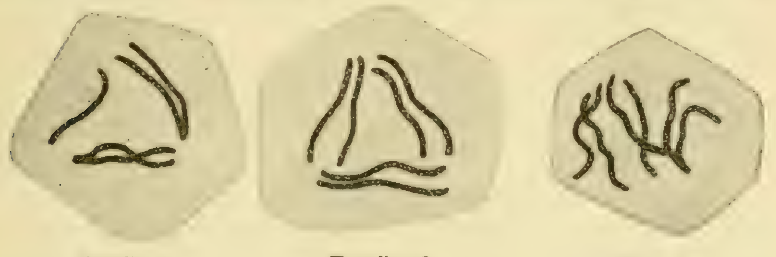
Das Zellplasma hat eine vakuolenfreie, feinkörnige Struktur. Die Gestalt des Kerns wechselt mit der der Zelle; sie ist sphärisch bis ellipsoidisch. Der Zellkern ist, ohne daß meist eine Membran nachweisbar wäre, doch scharf von dem ihn umgebenden Zellplasma abgegrenzt. Bei den K.-B.-S.-E.-Präparaten ist allerdings eine dünne, aber ungleichmäßig tingierte Kernmembran deutlich zu erkennen (Textfig. 6). Auch ist bei diesem Präparat das Zellplasma dunkler gefärbt und zeigt manchmal dunkle Einlagerungen. Auf diese Erscheinung sowohl wie auf verschiedene Zellanormalitäten, die sich in der Keimzone finden, komme ich in anderem Zusammenhang zurück.

Es bleiben noch die Spermatogonienteilungen zu besprechen. Heimann hat, trotzdem er vorwiegend Spermatogonien untersucht hat, bei manchen Objekten Teilungsstadien gar nicht, bei anderen solche nur in geringer Zahl feststellen können. Auch Kulagin weiß nur von stäbchenförmigen Chromosomen zu berichten.

Theoretisch wichtige Angaben über diesen Punkt finden sich bei Stevens, wenn auch ihre Beschreibung der Spermatogonienteilungen sich auf die Erklärung von fünf Kernbildern beschränkt [(48) p. 209]. Das erste von diesen, ihre Fig. 6, ist „an early prophase“, „showing three long granular chromatin threads, one of which already shows its double character“. Die folgende Figur, „a later prophase“, zeigt uns die Fäden zwar noch von beträchtlicher Länge, aber bereits gespalten, die beiden Komponenten je der Länge nach umeinander gewunden. Die zwei folgenden bringen Metaphasen: Die Chromatinfäden haben sich bedeutend verkürzt und liegen jetzt zu drei Paaren geordnet nebeneinander. Zum Vergleich führt sie als letztes Bild eine späte Prophase eines

FLEMMINGschen Schnittpräparates an, auf dem die drei Chromosomenpaare bedeutend verkürzt sind. Weiter finden sich in ihrer Anopheles-Arbeit (50) zwei „spermatogonial plates" speziell von Culex pipiens, mit gleichfalls drei Paaren von Chromosomen.

Diese Befunde decken sich mit den meinen, nur daß ich die Spaltung nicht auf dem Stadium der langen körnigen, sondern schon ziemlich verkürzter, gleichmäßig schwarz tingierter Chro-



Textfig. 7. Textfig. 8. Textfig. 9.

matinfäden beobachtet habe, ein Unterschied, der zum Teil durch die verschiedene Art der Konservierung herbeigeführt sein kann. Die Textfigg. 7, 8 und 9 zeigen entsprechende Stadien meiner Präparate. Derartige Bilder stellen wohl die Hälfte aller zu beobachtenden Teilungsphasen dar. Den größten Teil der übrigen Teilungsbilder bilden die Telophasen. Wo dieselben noch nicht zu weit vorgeschritten sind, findet man noch deutlich jederseits drei Chromosomen, respektive drei Chromatinkomplexe nebeneinander wie Textfig. 11 zeigt. Es liegt also nahe, als Normalzahl drei Chromosomen anzunehmen. Auffällig ist



Textfig. 10.



Textfig. 11.

jedoch, daß bei den Spermatocytenteilungen ganz genau dieselben Bilder sich wiederholen, was den bei anderen Tieren gemachten Beobachtungen widerspricht. Es gibt nun STEVENS in ihrer Zusammenfassung am Schlusse der Arbeit sechs Chromosomen als Normalzahl für die Spermatogonien an: sie schreibt dort (l. c. p. 216):

„The number of chromosomes in Culex sp. is six in öogonia and spermatogonia and three in the spermatocytes."

Bei Besprechung der Oogonienteilungen führt sie nämlich aus (p. 208):

„. . . the chromosomes were paired in prophases and metaphases before metakinesis, . . . As in the Muscidae, each of the six chromosomes divides longitudinally, and pairing of the daughter chromosomes probably occurs in the telophase, for very early prophases show the chromosomes paired and twisted together forming three spireme threads which gradually shorten and separate for mitosis."

Figurenbelege für metakinetische Stadien gibt sie jedoch in keiner der drei genannten Arbeiten, trotzdem ihre Zeichnungen fast ausschließlich Teilungsstadien darstellen.

Für dieses Phänomen gibt STEVENS nun die folgende, von ihrem theoretischen Standpunkt aus gemachte Erklärung[1]): Die in der frühen Prophase vorkommenden drei Chromatinfäden sind zweiwertig, und zwar bestehen sie aus parallel aneinander gefügten, einwertigen, homologen Komponenten, einem väterlichen und einem mütterlichen Teil; in der Metaphase haben sich die beiden Komponenten getrennt und liegen nun nebeneinander (die bekannte paarige Anordnung); bei der folgenden Metakinesis, der eigentlichen Kernteilung, findet erst die richtige Spaltung eines jeden der sechs Chromosomen, die Spaltung zu zwei Tochterchromosomen, statt. Die Paarung je zweier, aus homologen Chromosomen hervorgegangener Tochterchromosomen finde „wahrscheinlich" bereits wieder in der Telophase statt. Sie soll sich durch das ganze Ruhestadium hindurch erhalten bis zur Prophase der nächsten Teilung. Dieser Paarung hat STEVENS den Namen „Synapsis"[2]) gegeben. Sie schreibt darüber in ihrem Kapitel „Synapsis", das ich hier späterer Hinweise wegen ganz anführen will (p. 215):

„Perhaps the most interesting point in the history of the germ-cells of Culex is the fact that, as in the Muscidae, pairing, or synapsis, occurs in connection with each spermatogonial and oögonial mitosis as well as in anticipation of maturation. I have not been able to study somatic mitoses in Culex, but in the Muscidae a similar pairing was found in follicle cells of the ovaries, and it may therefore be true that pairing of homologous chromo-

1) Für die folgenden Ausführungen s. auch unter Chromosomenindividualität p. 606 ff.

2) Zum Unterschied von der alten, von MOORE aufgebrachten Bedeutung des Wortes Synapsis bezeichne ich diese mit „Synapsis".

somes occurs in connection with each mitosis throughout the life history of these insects, as OVERTON thinks probable in the case of several of the higher flowering plants whose cytology he has studied. Both in the Muscidae and in Culex, all the evidence indicates that parasynapsis of homologous chromosomes occurs in the telophase of each mitosis of the germ-cells, and that this intimate relation of the paternal and maternal members of the pairs persists from one mitosis to the next, when in the oogonia and spermatogonia, each chromosome divides longitudinally, but in maturation the two members of a pair separate and go to different cells. It is of especial interest to see in Culex a perfectly clear case of telosynapsis before metakinesis, while intermediate rings-stages and cases of overlapping ends also occur[1])."

Ferner schreibt sie „Summary IV" (p. 216):

„Parasynapsis occurs in each cellgeneration of the germ cells, the homologous maternal and paternal chromosomes being paired in telophase and remaining so until the metaphase of the next mitosis." STEVENS ist zu dieser Erklärung geführt worden durch die Verhältnisse bei den Musciden, wo die „Synapsis" zwar vorhanden, aber nicht bis zur völligen Verschmelzung der beiden Komponenten ausgeprägt sein soll. Danach hätte also das Phänomen der ersten „Längsspaltung" mit einer solchen in Wirklichkeit nichts zu tun, sondern wäre nur die Wiederherstellung des ursprünglichen „Status quo" der Chromosomen für die Zeit der Teilung.

Entscheidend könnten hier nur metakinetische Stadien sein, also gerade die, die STEVENS in ihrer Arbeit nicht berücksichtigt hat. Metakinesen (∾ Anaphasen) sind auch äußerst selten bei meinen Objekten zu finden. Textfig. 10 zeigt eine solche: entweder sind es beiderseits drei U-förmig gebogene oder sechs einfache Chromosomen; im letzteren Falle dürfte es sich aber, nach der Länge der Chromosomen zu urteilen, kaum um eine Längsteilung handeln können. Trotz der Punkte, die für STEVENS' Auffassung sprechen, muß ich daher meine Stellung dazu unentschieden lassen. Mein Verhalten wird vielleicht durch meine weiteren Ausführungen (s. Wachstumszone und Individualität; besonders auch p. 611) erklärlich werden.

Nach STEVENS' Theorie soll die „Synapsis" bei allen Mitosen, auch den somatischen, vorkommen. Diese letzteren hat STEVENS

1) Der letzte Teil bezieht sich auf die Spermatocytenteilungen.

gar nicht, Ovarialmitosen nur in geringem Umfange in ihrer Schrift behandelt. Ich hoffe daher, daß es einer späteren Arbeit gelingen wird, mit Berücksichtigung aller dieser, einige Klarheit in das Dunkel der synaptischen Phänomene und der darauf aufgebauten Theorie zu bringen.

Ich muß noch einiges über die Chromosomenverhältnisse sowie den Teilungsmechanismus nachtragen. Die Chromosomen eines Paares sind gleich groß; ihre definitive Länge läßt sich nicht bestimmt feststellen, da sie sich auch nach der Trennung noch kontrahieren. Geht man von der Voraussetzung aus, daß die Kontraktion des Chromatins in der ganzen Zelle gleichmäßig erfolgt, so darf man in vielen Fällen mit STEVENS ein Paar für etwas kürzer halten. Sonderchromosomen sind bei Culex pipiens nicht aufzufinden. Während der Prophase schließt sich das Chromatin unter Vakuolenbildung zu dem neuen Kern zusammen. Größenzunahme, Zerfall des Chromatinklumpens und Neubildung des Nukleolus leiten das neue Ruhestadium ein. Die Chromatinbrocken des Ruhekerns haben in ihrer Anordnung mit den ursprünglichen Chromosomen nach meinen Beobachtungen nichts zu tun[1]).

Eine Synapsis?

Ich komme jetzt zur Besprechung einer Erscheinung, die uns zum folgenden Entwicklungsstadium der Spermatogenese, zur Wachstumszone, überleitet. Die mit K.-B.-S.-E. behandelten Objekte zeigen auf den letzten Spermatogonienstadien, vor und nach derTeilung, im Ruhezustand das Chromatin von der Kernwand abgelöst und im Innern des Kernes um den noch deutlichen Nucleolus herum zusammengeballt, so daß um dasselbe ein heller Hof entsteht (Textfig. 6). Fast die gleichen Bilder fand ich bei GUTHERZ (20) für Pyrrhocoris apterus p. 310 als Synapsisstadien bezeichnet. Wenn auch eine Synapsis durchweg zu Anfang der Wachstumszone beschrieben wird, so handelt es sich bei meinem Objekt doch sicherlich um eine ähnliche Erscheinung. Seitdem MOORE mit dem Namen Synapsis eine Chromatinzusammenhäufung zu Anfang der Wachstumszone bezeichnet hat, kehrt der Name bei fast allen

1) Als solche werden diese Brocken nämlich bei Tieren mit großer Chromosomenzahl von manchen Forschern angesehen (GEORGE ARNOLD; s. Synapsis, p. 587). Von anderen wieder wird eine Anordnung des Chromatins in Bezirken, entsprechend der Zahl der Chromosomen, behauptet (BOVERI usw., s. Individualität, p. 606).

Autoren wieder, leider unter den mannigfachsten Bedeutungen, von den einen bestritten, von anderen für die wunderlichsten Vorgänge in Anspruch genommen. Im folgenden sei eine kleine willkürliche Auswahl aus der von mir benutzten Literatur zusammengestellt.

Bei Öttinger (40) zerfallen die Chromosomen nach der letzten Spermatogonienteilung schnell, und ihr Chromatin sammelt sich an einem Pol des Kernes zu einem dichten Klumpen (Synapsis). Von diesem aus findet in der Postsynapsis in Form von kleinen Körnchen auf achromatischen Bahnen ein Transport zur Kernmembran statt, wo durch eine Art Appositionsprozeß die neuen Chromosomen entstehen. Daß es sich um ein Kunstprodukt handeln könne, weist Öttinger zurück durch Hinweis auf die Beobachtung lebenden Materials. Doch muß ich bemerken, daß seine Figuren große Ähnlichkeit mit von mir bei Culex pipiens beobachteten pyknotischen Degenerationsstadien haben (s. p. 621 und Fig. 54).

Nach George Arnold (1) tritt nach der letzten Spermatogonienteilung kein Ruhestadium ein, sondern es entstehen „Chromosomen“ in Form von unregelmäßig gebauten Chromatinbrocken, die sich paarweise aneinanderlegen und in dem nun folgenden Zusammenballen der ganzen Chromatinmasse, der Synapsis, sich zu bivalenten Chromosomen ausbilden, als welche sie bei der Auflösung der Synapsis aus dem Chromatinklumpen hervorgehen („Chromosomen“ s. p. 586).

Goldschmidt (17) versteht bei der Oogenese von Dicrocoelium unter Synapsis „die ganze Reihe der Veränderungen im Kern bis zum Ruhekern des Wachstumsstadiums“. Nach diesem Autor knäueln sich die noch dünnen Fäden des jungen Spirems an einer Seite zusammen, jedoch so, daß dieselben noch unterscheidbar bleiben. In dieser „engeren Synapsis“ entstehen durch allmähliche Konzentrierung des Chromatins und durch Segmentierung die bivalenten, tetradenartigen Chromosomen.

Auch Popoff (42) findet bei der Eibildung von Paludina vivipara ein Synapsisstadium, und zwar als eine Zusammenballung des eben entstandenen Spirems. Dabei verwahrt er sich ausdrücklich dagegen, hier von einem strukturlosen Klumpen zu sprechen. Derselbe Autor (43) gibt in seinen „Zellstudien“ vom Standpunkt der Hertwigschen „Kernplasmarelationslehre“ eine interessante Erklärung für die Synapsis. Bei seinen Messungen an Paludina vivipara und Ascaris mystax hat er vor Eintritt der Synapsis ein starkes Wachstum des Kerns beobachten können.

Während bei dem vorhergehenden „funktionellen Wachstum“ die osmotischen Prozesse zwischen Kern und Plasma unmerklich verliefen, tritt bei Eintritt des „Teilungswachstums“ eine starke Flüssigkeitsaufnahme in den Kern ein als Folge eines „energischen osmotischen Wechsels“. Die so entstehenden Diffusionsströmungen rufen Wirbelerscheinungen hervor, die das bekannte Bild der Synapsis zeigen. Die Auflockerung der Synapsis beginnt, sobald die Osmose in dem nunmehr prall gewordenen Kern anfhört[1]).

Meves (36) hat bei der Biene keine Synapsis gefunden. Er ist der Meinung, daß dieselbe überall auf die Wirkung der Reagentien zurückzuführen ist. Doch gibt er eine Tendenz des Chromatins zu, sich in einer bestimmten Periode zu verdichten.

Wassilief (51) hat bei Blatta germanica zu Anfang des Spiremstadiums eine ganz geringe Konzentration des Chromatins beobachtet. Doch verwahrt er sich dagegen, dieselbe als eine Synapsis im Sinne Moores aufzufassen.

Desgleichen hat Buchner (9) bei den Orthopteren nichts gefunden, was irgendwie als Synapsis angesprochen werden könnte. Andererseits weist er auf pyknotische Stadien hin, die mit der oft beschriebenen Synapsis die größte Ähnlichkeit haben.

Auf die beiden ersten Fälle treffen wohl die Bedenken der letztgenannten Autoren zu, so daß diese nicht allzusehr zu Gunsten der Synapsis in die Wagschale fallen. Gegen die Synapsis Goldschmidts und Popoffs dürfte dagegen ohne weiteres nichts einzuwenden sein, da es sich hier um einen wohlgeordneten, strukturierten Prozeß handelt, und man darf wohl mit Meves einem gewissen Stadium die Tendenz des Einschrumpfens zuschreiben, wenn man nicht der Theorie Popoffs folgen will. Diese Theorie nimmt der Synapsis das Mystische, da sie sich ihrer Natur nach nicht bloß auf die Geschlechtszellen beschränken kann. Jedoch abgesehen davon, daß die Tatsachen, auf die sich die Theorie stützt, noch nicht als voll bewiesen gelten können, spricht auch der schwerwiegende Umstand dagegen, daß eine Synapsis in sehr vielen Fällen überhaupt nicht nachzuweisen ist.

Meine Präparate haben mir gezeigt, wie vorsichtig man in der Beurteilung der mikroskopischen Bilder sein muß, da auch zusammengehörige Zellen durchaus nicht immer in der gleichen Weise auf die Fixierlösungen reagieren, sei es, weil sich dem äußere Hindernisse in den Weg stellen, sei es, daß die Konstitution der

1) S. hierzu „Kernplasmarelationslehre“, p. 597.

Zelle oder ein verschiedenes chemisches Verhalten der Zellsubstanzen der Grund hierfür ist. Meine K.-B.-S.-E.-Fixierung verursachte eine starke Chromatinkondensierung im Ruhestadium der Spermatogonien, die S.-A.-E.-Methode dagegen in einigen Fällen eine ganz leichte, nur wenig merkbare Kontraktion im Brockenstadium zu Anfang der Wachstumszone. Für die Bedeutung einer solchen Synapsis lassen sich natürlich keine höheren Anhaltspunkte gewinnen. Ich muß die Synapsis daher als besonderes Stadium der Geschlechtszellenentwicklung ablehnen.

Wenn ich trotzdem auf die Synapsis eingegangen bin, so geschah es, weil STEVENS diese Erscheinung — sie nennt sie Synizesis — bei Culex sp.? gefunden haben will, und zwar in ausgeprägter Weise. Die Figuren, die ihre Synizesis darstellen, zeigen einen Nucleolus, um den herum kleine Chromatinkörnchen dicht gedrängt liegen. Sie schreibt zwar darüber (p. 209):

„A very distinct synizesis stage occurs in which the granular and beaded chromatin threads are wound about a large nucleolus, . . .“

Doch sind ihre Angaben cum grano salis zu verstehen, da die Autorin ihrer theoretischen Anschauung zufolge (s. Indiv., p. 609) das ganze Ruhestadium hindurch eine fadenförmige Anordnung des Chromatins stillschweigend annimmt. Ich muß mich damit begnügen, dies festzustellen, da ich bei meinen Objekten, wie erwähnt, keine Anhaltspunkte für die von ihr beschriebene Erscheinung finden kann.

Über die Bedeutung, die sie der Synizesis beilegt, schreibt sie (p. 215):

„The synizesis stages of Culex apparently have no relation whatever to the phenomena of synapsis, but are interesting in that they afford farther evidence that synizesis is a period of reconstruction in which certain elements present in the spermatogonial chromosomes are either rejected as waste material or are isolated in order that they may perform some function in connection with the growth stages of the germ-cells.“

Die Vermutungen, die sie hier ausspricht, finde ich in dem beschriebenen Umfange durch ihre tatsächlichen Befunde keineswegs bewiesen. Doch werde ich bei Besprechung der Wachstumszone noch darauf zurückzukommen haben.

Die Wachstumszone.

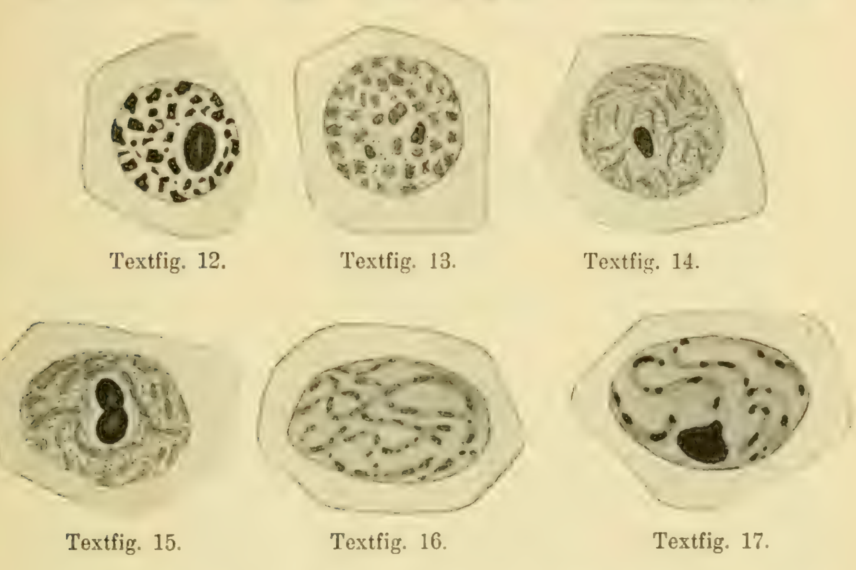
Die aus der letzten Vermehrungsteilung hervorgehenden Spermatogonien — jetzt Spermatocyten genannt — haben ihre

kleinste Größe erreicht. Ehe sie in die Reifeteilungen eingehen, machen sie eine längere Wachstumsperiode durch. Bei der Beschreibung dieser Wachstumszone bin ich fast ganz auf eigene Beobachtungen angewiesen; STEVENS übergeht dieselbe — ihre Synizesis ausgenommen —, und KULAGINS spärliche Angaben kann ich ganz unberücksichtigt lassen. Doch ist gerade dieses Stadium einer eingehenden Untersuchung wert, da während desselben in den Kernen Umwandlungen vor sich gehen, die nicht nur für das Verständnis der Reifungsvorgänge, sondern besonders auch für theoretische Erörterungen von großer Wichtigkeit sind. Die Veränderungen sind, abgesehen von den Wachstumserscheinungen, zweierlei: solche des Chromatins und solche des Nucleolus.

Ich beginne mit den Veränderungen des Chromatins, da diese eine fortlaufende Entwicklungsreihe darstellen. In den ganz jungen Spermatocyten erfüllt das Chromatin in scharf abgesetzten, tief schwarz tingierten Brocken und Körnern den ganzen Kernraum; selten scheint es etwas mehr peripher angeordnet zu sein. Eine Weile hält dieser Zustand an, dann aber ist ein allmähliches Abblassen der Chromatinkörper zu beobachten. Seine Zusammensetzung scheint lockerer zu werden, die vordem scharfen Konturen verschwimmen in dem Kernsaft und das ganze Chromatin nimmt eine blaßblaue Farbe an, von der sich der Nucleolus stark abhebt. Die Verfeinerung der chromatischen Substanzen geht nach und nach so weit, daß in manchen Zellen der Kerninhalt als nahezu homogene Masse sich von dem umgebenden Zellplasma nur noch durch seine etwas tiefere Färbung unterscheidet. Bei starker Gesamttinktion trifft das allerdings nicht in dem Maße zu; man kann daraus folgern, daß eine chemische Änderung des Chromatins nicht vor sich gegangen, sondern nur die Dichte eine andere geworden ist.

Zugleich mit der Auflockerung tritt eine Fädchenbildung der Chromatinkörner auf; diese Fädchen setzen sich zusammen zu einem, wie es scheint, einheitlichen Fadenknäuel, dem Spirem. In dem anfangs sehr feinen Faden sieht man hier und da dunklere, größere und kleinere, Chromatinkörnchen; doch hat die Entwicklung des Spirems gezeigt, daß es nicht berechtigt ist, diese allein für die chromatische Substanz zu halten und den weniger sichtbaren Teil desselben als achromatische Grundsubstanz anzusehen; wie weit eine solche an dem Aufbau des Spirems beteiligt ist, läßt sich schwer sagen. Schon bald nimmt der Faden an Deutlichkeit zu. Auf den ersten Stadien der Knäuelbildung folgen die

Körnchen in bald größeren, bald kleineren Abständen hintereinander; von einer zweireihigen Anordnung derselben ist jedoch nirgends etwas zu sehen. Der Faden zieht sich in vielen Windungen durch den ganzen Kernraum hindurch, ohne einen Teil desselben in irgend einem Stadium zu bevorzugen oder zu meiden. Bei scharfer Einstellung findet man nur um den Nucleolus herum einen schmalen freien Hof, so daß man schließen darf, daß das Knäuel nirgendwo mit demselben in Verbindung steht. Daß es sich um einen einheitlichen Faden handelt, läßt sich schwer beweisen; der Anschein spricht dafür; denn der Faden läßt sich bei verschiedener Mikrometereinstellung weit verfolgen; tangential getroffene Zellen zeigen durchweg größere zusammenhängende



Textfig. 12. Textfig. 13. Textfig. 14.

Textfig. 15. Textfig. 16. Textfig. 17.

Stücke (Fig. 16, 18), während Zellen, durch deren Mitte die Schnittfläche geht, kleinere Stücke und viele quergetroffene Fäden zeigen. Die Figuren 12—17 geben die bisher beschriebene Entwicklung wieder.

Eine deutlich markierte Kernmembran fand ich nicht; doch hebt sich der Kern immer scharf von dem Zellplasma ab; und zwar anfangs während der Chromatinauflockerung durch die tiefere Färbung des Kerninhaltes. Die dunkle Tingierung bleibt auch erhalten während der ersten Hälfte des Spiremstadiums. Es scheint noch „verstäubtes“ Chromatin im Kerninnern sich zu befinden. Der Faden zeigt bis dahin auch keine scharfen Konturen (Fig. 15—17). Nach und nach konzentriert sich jedoch der um-

fangreiche Faden, die anfangs nur seltenen Körnchen werden häufiger und rücken mehr und mehr aufeinander — ohne daß auch jetzt eine zweireihige Anordnung sichtbar würde —, die ganze Chromatinsubstanz verdichtet sich immer mehr, bis das Spirem — nun bedeutend kürzer geworden — zu einem verhältnismäßig dicken, überall einheitlich tiefschwarz tingierten, scharf berandeten Faden geworden ist (Fig. 19). Während dieses Prozesses lichtete sich der Kernraum auf. Wie es scheint, ist das ganze Chromatin in den Faden aufgenommen worden; ein Teil mag sich auch im Kernsaft vollständig aufgelöst haben. Der Kern hebt sich in diesem Stadium als helle Blase von dem dunklen Zellplasma ab (Fig. 18 u. 19). Bei Culex pipiens bleibt dieses Kernstadium ohne merkliche Veränderungen bis zum Eintritt der Spermatocytenteilungen bestehen; höchstens schreitet die Chromatinkondensierung noch weiter fort.





Textfig. 18.



Textfig. 19.

Die Spirembildung ist eine häufige Erscheinung in der Geschlechtszellenentwicklung, doch ist sie weit davon entfernt, allgemeine Gültigkeit zu besitzen. Im vorigen Kapitel, p. 587, habe ich Gelegenheit gehabt, einige andere Entwicklungswege anzuführen; von Baehr (3) erwähnt bei Aphis saliceti in der Wachstumszone ein Gerüstwerk von Chromatinkörnchen, aus dem sich die Chromosomen herausdifferenzieren; ähnliche Beispiele lassen sich beliebig vermehren. Auch Stevens hat bei den den Culiciden so nahe verwandten Musciden kein Spirem gefunden. Eine Reihe von Autoren, die größtenteils ein weniger ausgeprägtes Spirem annehmen, lassen auf einem Stadium, wo die einzelnen Chromatinkörnchen, die Chromiolen in dem Knäuel noch sichtbar sind, dieses sich schleifenförmig nach einem Pol hin anordnen (sog. pachytänes Stadium, Bukettstadium Buchners usw., Synapsis Goldschmidts usw. . . .); weiterhin erfolge eine Kontraktion der Schleifen und darauf eine Zweiteilnng der Chromiolen, worauf der Faden der Länge nach gespalten wird (diplotänes Stadium); durch achromatische Brücken in der Mitte einer jeden Schleife entstehen hierdurch die sogenannten Tetraden. Derlei ist bei Culex also

nicht zu beobachten; entfernt den Eindruck eines Bukettstadiums machen allerdings Kernbilder, auf denen sich in der Nähe des Nucleolus verschiedene Schlingen des Spirems kreuzen (Textfig. 20); doch überzeugt ein Vergleich mit den erwähnten Stadien leicht davon, daß es sich hier um eine zufällige Knäuelbildung handelt. Daß sich die Chromosomen von der Telophase der letzten Spermatogonienteilung durch die ganze Wachstumsphase hindurch unter irgendwelchen Formveränderungen bis zu ihrer Neubildung erhalten sollen, scheint bei Culex völlig ausgeschlossen, was ich besonders Stevens gegenüber betonen möchte.

Die zweite Art der Veränderungen, die im Kern der Wachstumszone vor sich gehen, betreffen den Nucleolus; sie sind der Beobachtung in geringerem Maße zugänglich; so weit sie bemerklich sind, spielen sie sich in der ersten Hälfte derselben, etwa bis zur Ausbildung des definitiven Spirems ab.



Textfig. 20.

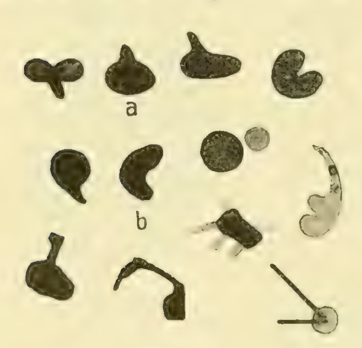
Vor jeder Teilung verschwindet der Nucleolus, nach denselben tritt er wieder auf; über sein Verbleiben während derselben können wir nur Vermutungen äußern. Wir sehen ihn entstehen; ob es sich aber jedesmal um eine Neubildung, oder um ein Wiederauftauchen des alten Nucleolus handelt, entzieht sich unserer Beobachtung. Wir dürfen aber annehmen, daß er bei einer Reihe von aufeinanderfolgenden Teilungen immer wieder nach den gleichen Gesetzen entsteht. Es dürfte also auch der Nukleolus der letzten Spermatogoniengeneration seine Entstehuug demselben Mechanismus verdanken, wie der der vorletzten usw.

Geht nun der Nucleolus der letzten Spermatogoniengeneration als solcher in die Wachstumsphase über? Auf einem sehr guten Präparat, dem die Textfig. 13 u. 14 entnommen sind, habe ich gleich zu Anfang derselben ein Zerfallen des ziemlich großen Nucleolus beobachten können. Die größeren Brocken waren anfangs noch mit einem Hof umgeben. Der neue Nucleolus schien sich aus einem Teilprodukt zu bilden. Leider war mir eine Nachprüfung dieses Präparates unmöglich, da es mir durch Anwendung schlechten Kanadabalsams verdorben war.

Was nun die eigentlichen Veränderungen des Nucleolus angeht, so erhebt sich zunächst die Frage, ob es sich um einen

Chromatin oder einen Plastinnucleolus handelt. Das Fehlen eines Sonderchromosoms spricht schon sehr für einen Plastinnucleolus. Um mich zu vergewissern, wandte ich die OBSTsche Nucleolenfärbung an. Bei somatischen Zellen besteht nun kein Zweifel, daß wir es mit einem echten Nucleolus, einem Plastinnucleolus, zu tun haben. Bei den Samenzellen dagegen kann ich mit Sicherheit nur sagen, daß es sich der Hauptsache nach um Plastin handelt. Für STEVENS steht ebenfalls die Plastinnatur des Nucleolus außer Zweifel; doch glaubt sie aus der Verschiedenheit der Färbung, die derselbe im Laufe der Synizesis annimmt, schließen zu können, daß das Plastin sich während dieses Stadiums mit Chromatin belade.

Die Veränderungen sind kleine Gestaltsveränderungen. An dem meist rund bis ovalen Hauptkörper setzt sich vielfach ein kleiner fadenförmiger Fortsatz an. Manchmal ist die Gestalt des Nucleolus eckig, manchmal wurstförmig ausgezogen. Textfig. 15 zeigt ihn bestehend aus zwei deutlich abgegrenzten, bläschenförmigen Teilen, deren Färbung in der Mitte schwächer ist als an den Rändern. Textfig. 21 gibt ein Bild von der großen Formenmannigfaltigkeit; *a* und *b* zeigen die am häufigsten vorkommenden Formen. Es mag fraglich erscheinen, ob diese Formenfülle wirklich vorhanden ist, oder ob sie in vielen Fällen nicht durch die Art der Schnittführung vorgetäuscht wird; verschiedene Formen lassen sich wohl auf andere zurückführen; z. B. der Textfig. 15 gezeichnete auf einen wurstförmigen Nucleolus, durch dessen beide Schenkel der Schnitt hindurchgegangen ist. Gegen die Mitte der Wachstumszone nehmen die Unregelmäßigkeiten noch zu; rundlich bis ovale Nucleoli sieht man fast nie; wo solche auf den ersten Blick erscheinen, belehren meist verschiedene Mikrometereinstellungen eines andern. Gegen Ende der Wachstumszone weisen sie wieder ihre ursprüngliche runde bis ovale Gestalt auf. Nur ganz selten kommen Abweichungen vor. Textfig. 21 zeigt unten rechts solche Formen; da zwei sich in einer Zelle fanden, glaube ich jedoch, daß es sich um eine anormale Bildung handelt. Auf ähnliche Unregelmäßigkeiten komme ich in dem Kapitel „Degenerationserscheinungen“ zu sprechen.



Textfig. 21.

Man darf wohl annehmen, daß es sich bei diesen Formänderungen, die der Nucleolus erfährt, nicht um zufällige und bedeutungslose Umgestaltungen handelt, sondern daß es Äußerungen irgendeines energischen Regulationsprozesses sind, dem sich der Nucleolus nach den überstürzt aufeinander folgenden Vermehrungsteilungen im Wachstumsstadium in Muße unterziehen kann. Das Gleiche darf man von der feinen „Verstäubung“ des Chromatins vor der Bildung des Spirems annehmen. Durch die Deformation gewinnt der Nucleolus an Oberfläche und bewirkt dadurch vielleicht eine intensivere und schnellere Entwicklung des Prozesses, dessen Produkte allerdings bei Culex pipiens sich der Beobachtung entziehen. Es ist leicht anzunehmen, daß dieser Prozeß rings an der Oberfläche mit einer Umwandlung und dadurch bedingten veränderten Färbbarkeit der betroffenen Bestandteile verbunden ist, und sich so unseren Augen entzieht. Es kann dabei gleichgültig sein, ob der ganze Prozeß sich im Innern des Kernes abspielt, oder ob dabei irgendwelche Produkte in den Zelleib ausgestoßen werden.

Die als Chromidien, Mitochondrien, Chondromiten bezeichneten Gebilde außerhalb des Kerns werden von manchen Autoren [Buchner (9), Popoff (42—43), Wassilief (51), Goldschmidt (17) usw.] als derartige Regulationsprodukte der Kernsubstanz angesehen[1]). Wassilief (51) spricht bei Blatta germanica beim Bukettstadium von einem besonders starken „Abströmungsprozeß“ des Nucleolus und der Chromatinschleifen; es handelt sich da besonders um das dem Nucleolus eingelagerte Chromatin. Aus seinen, wie auch aus den färbetechnischen Versuchen anderer Autoren, geht übrigens hervor, daß es sich bei den Endprodukten dieses Prozesses um etwas modifizierte chromatische Substanzen handelt. Buchner (9) erwähnt bei Gryllus campestris einen „Chromidialaustritt“ während des Bukettstadiums. Ihm hat sich Stevens in der Deutung ihres Synizesisstadiums (s. dieses p. 589) angeschlossen, jedoch ebenfalls, ohne einen solchen Substanzaustritt beobachtet zu haben. Sie schreibt darüber (p. 210): „The change in staining quality of the plasmosome in Culex may therefore be regarded as further evidence that the synizesis stage of both oöcytes and spermatocytes is probably a period during which

1) Von anderen Autoren [von Baehr (3)] dagegen werden sie als Zellplasmaprodukte aufgefaßt; Koltzoff nennt sie „formative Elemente“ der Zellgestalt.

some modification of the chromatin occurs preliminary to maturation"[1]). Ein Zusammenhang zwischen den chromatischen Umwandlungsprozessen und denen des Nucleolus läßt sich, wie gesagt, bei Culex nur vermuten, aber nicht beweisen. POPOFF (43) geht zur Erklärung der Mitochondrien von ganz anderem Gesichspunkte aus. Auf Grund der HERTWIGschen Kernplasmarelationstheorie legt er es nahe, daß es sich um einen Regulationsversuch zur Behebung der gestörten Kernplasmarelation handele. Noch einen anderen Erklärungsweg schlägt GOLDSCHMIDT ein; er sieht in der Chromidienbildung eine Trennung des die Ernährung besorgenden Trophochromatins von der für die Geschlechtszellen ungleich wichtigeren Vererbungs- und Bildungssubstanz, dem Idiochromatin. Beide Autoren verlegen den Vorgang hauptsächlich in ihr (weiteres) Synapsisstadium. Weiter auf die bunte Fülle dieser Theorien, die von ihren Autoren in interessanten und schöpferischen Ausführungen dargelegt worden sind, einzugehen, erübrigt sich hier. Erwähnen will ich noch, um die Vermutung zu rechtfertigen, daß es sich bei Culex pipiens auch um solche Prozesse handeln kann, trotzdem direkt davon nichts zu merken ist, daß unter anderen Autoren WASSILIEF und POPOFF auch einen „diffusen" Chromatinaustritt durch die Zellmembran hindurch annehmen, und MOROFF (38) es gar „als das nächstliegende" ansieht, „daß das Chromatin sich bei der Auswanderung aus dem Kern in Stoffe umwandelt, welche sich durch die gebräuchlichen Farbstoffe nicht tingieren". Die feine „Verstäubung" des Chromatins, wie ich sie vor der Bildung des Spirems beschrieben habe, dürfte für die erwähnten (Regulations-)Prozesse sicherlich eine günstige Vorbedingung abgeben und ein Bukettstadium, das gleichen Zwecken dienen soll, vollständig überflüssig machen.

Über das Zellplasma der Spermatocyten ist nichts zu bemerken. Die Größe der Zellen nimmt die Wachstumszone hindurch stetig zu. Die jungen Spermatocyten messen etwa 2,5 bis 3 Teilstriche (s. p. 581, Anm.) im Durchmesser; sie wachsen an bis auf 4 Teilstriche im Durchmesser. Die Zelle ist leicht polygonal, der Zellkern von bedeutender Größe. Ein genaues Verhältnis zwischen Kern und Zelleib während der ganzen Wachstumsperiode habe ich nicht feststellen können. Das Resultat der Wachs-

1) Ich gebe den Satz wieder unter Vorbehalt der im einzeln dagegen erhobenen Bedenken (p. 589).

tumszone sind die Spermatocyten I. Ordnung; ihr Hauptmerkmal sind also ein stark entwickeltes chromatisches Spirem und ein kugeliger Plastinnucleolus. Der Name „Wachstumszone" ist vielleicht eine ungeschickte Bezeichnung; denn das Wachstum tritt zurück hinter den, wie es scheint, regulatorischen Vorgängen, die sich in dieser Zone an den Geschlechtszellen abspielen.

Die Theorie von der Kernplasmarelation.

Ich habe im vorigen gelegentlich die R. Hertwigsche Lehre von der Kernplasmarelation erwähnt. Da diese Theorie auch zur Erklärung mancher später noch zu beschreibender Vorgänge (s. Degeneration p. 623) herangezogen worden ist, will ich die Gelegenheit benutzen, in wenigen Worten auf dieselbe einzugehen, besonders da sie auch im Wachstumsstadium der Geschlechtszellen eine Rolle spielt. Die Theorie wurde von R. Hertwig (25, 26), begründet; an ihrem Ausbau wurde von ihm und seinen Schülern (12, 44), unter diesen namentlich von Popoff (42, 43), gearbeitet.

Die Theorie legt den sämtlichen zellulären Prozessen das Verhältnis der Kernmasse zur Plasmamasse zugrunde. Der Quotient „Kernmasse durch Plasmamasse", d. i. die Kernplasmarelation, ist für „korrespondierende Phasen des Zellebens" einer bestimmten Zellart annähernd, von gesetzmäßigen Änderungen abgesehen, der gleiche. Von Teilung zu Teilung ist ein gleichmäßiges Wachsen des Zelleibes zu beobachten. Der gewöhnlichste Lebensprozeß der Zelle, der Stoffwechsel, verursacht demgegenüber nur ein geringes Kernwachstum, das sogenannte „funktionelle Wachstum" des Kernes, verkleinert also die Kernplasmarelation zuungunsten desselben. Die hierdurch auftretende „Kernplasmaspannung" wird behoben durch ein starkes Wachstum des Kernes, das „Teilungswachstum", das kurz vor der Teilung einsetzt und diese zur Folge hat. Die Teilung ist mit einer Verringerung der Kernmasse, also Verkleinerung der Kernplasmarelation, verbunden. Mit der nun wieder einsetzenden funktionellen Tätigkeit der Zelle beginnt der Kreislauf von neuem. „Störung der Kernplasmarelation zugunsten des Kerns" hat „verminderte Funktionsfähigkeit" der Zelle zur Folge; Störung derselben zugunsten des Zellplasma ist mit Zunahme der funktionellen Tätigkeit verbunden. „.... Wird auf dem kritischen Stadium durch schädigende Einflüsse die Teilung der Zelle unterdrückt, d. h. die Kernplasmaspannung ausgeglichen, ohne daß es zur Teilung kommt, dann

muß durch erneutes Wachstum der Zelle — entsprechend der doppelten Größe des Kerns auf das Doppelte der gewöhnlichen Teilungsgröße des Kerns — der zur Teilung der Zelle nötige Grad der Kernplasmaspannung neu erzielt werden. ......

.... Wird durch den Teilungsakt die Kernplasmaspannung nicht vollkommen ausgeglichen, so erfolgt sofort eine zweite Teilung, eine dritte usw., bis die normale Kernplasmarelation erreicht ist."

Wird auf irgendeine Weise die Kernplasmarelation gestört, ohne daß es zum Ausgleich der Spannung kommen kann, so treten „Depressionszustände" ein; gelingt es nicht, dieselben zu beheben, so tritt der Tod der Zelle ein.

Im Zustande der Depression sollen sich die Geschlechtszellen von der Wachstumszone an befinden. „Auf Zeiten lebhafter Vermehrung folgt bei Protozoen eine Zeit, in welcher Assimilation und Vermehrung darniederliegen. So würde auch die Vermehrung der Geschlechtszellen durch eine Depressionsperiode unterbrochen werden, während welcher die Vermehrung aufhört, nur mit dem Unterschied, daß bei den Eiern die Fähigkeit zu assimilieren, erhalten bleibt." Von diesem Gesichtspunkte aus sind alle Vorgänge, die sich in der Wachstumsperiode abspielen, als Regulationsbestrebungen zur Wiedererlangung der normalen Kernplasmarelation zu betrachten. Bei den männlichen Geschlechtszellen ist das Verhältnis von Kernmasse zu Plasmamasse verschoben zu Gunsten des Kerns. Zur Regulierung tritt die Chromidienbildung auf. Ein Hauptregulierungsweg, die Kernteilung, soll ebenfalls zweimal während der Wachstumszone versucht werden; als Teilungsversuch wird z. B. das Diplotänstadium (s. dieses p. 592) angesehen. Auf mißglückte Teilungen wird das Wachstum der Geschlechtszellen in der Wachstumszone zurückgeführt. Die vielen degenerierten Geschlechtszellen sind Zellen, die der Depression nicht zu widerstehen vermochten (im einzelnen s. p. 621 ff.). Die beste Regulation wird schließlich in der Vereinigung der beiden Geschlechtszellen gesehen, die einen Ausgleich der nach den beiden Extremen hin verschobenen Kernplasmarelationen anbahnen soll. Ich weiß nicht, ob es angängig ist, die zur Kopulation schreitenden Geschlechtszellen sozusagen als kranke Organismen anzusehen. Wenn die Depression die gewöhnlichen Zellfunktionen darniederliegen läßt, ja die Zellen infolgedessen gar zur Degeneration treibt, welches ist da das konservierende Mittel, das die Geschlechtszellen die Zeit bis zur Kopulation überhaupt überdauern läßt! Aber auch Bedenken anderer Art lassen sich gegen die Theorie

anführen. So setzt sie z. B. einen ziemlich gleichmäßigen Verlauf der Wachstumsperiode im ganzen Tierreich voraus. Ein Brachfeld für die Theorie ist noch die Verschiebung der Kernplasmarelation mit fortschreitender Differenzierung der Zellen. Ich muß es mir versagen, weiter auf die ganze Theorie einzugehen, da dazu feinere Messungen erforderlich sind, als mein Objekt sie zuläßt. An eine schärfere Kritik der Hypothese ist man merkwürdigerweise erst verhältnismäßig wenig herangegangen. Einer ihrer Hauptgegner ist MOROFF (38). Dieser verwirft z. B. die beiden Teilungsversuche, ebenso die Depressionszustände; so sagt er bei Besprechung der Chromidien (p. 483): „Wir haben in unserer Aggregata-Arbeit den Beweis geführt, ... daß die Auswanderung von Chromidien nicht bei Depressionszuständen, sondern umgekehrt in Funktionszuständen der Zelle erfolgt.“ Andere Gegner sind die Anhänger der Individualitätslehre (s. diese). Wie weit die Theorie eine Grundlage für die Zellprozesse abgeben wird, muß die Zukunft lehren. Bemerkt sei noch, daß dieselbe bestenfalls eine Erklärung für den Mechanismus, nicht aber für das Wesen der Zellprozesse gibt.

Die Spermatocytenteilungen.

Die erste Spermatocytenteilung hat STEVENS sehr ausführlich behandelt, allerdings bei Culex sp.? Sie geht dabei wieder aus von der „Synapsis“ genannten Paarung der Chromosomen. In die Reifeteilung treten die drei synaptischen, bivalenten Chromosomen ein; in der Prophase trennen sie sich je in ihre beiden univalenten Komponenten, die eigentlichen Chromosomen, die zunächst paarweise nebeneinander liegen bleiben („Parasynapsis“); bei der „Metakinesis“ verschieben sich die beiden Komponenten, und zwar nach verschiedenen Seiten hin; es kommt zu einer „union end to end“, der „Telosynapsis“; in der Anaphase trennen sie sich, und die beiden Tochterzellen erhalten je einen Komponenten eines jeden der drei Paare. Bei ihrer Untersuchung hat STEVENS hauptsächlich Wert gelegt auf diese synaptischen Phänomene, die Lagebeziehungen und die Formverhältnisse der Chromosomen, jedoch, ohne auf eine Deutung dieser Befunde einzugehen. Den günstigsten Stoff hierzu boten ihr die metakinetischen Teilungsbilder. Der Erklärung derselben widmet sie denn auch den größten Teil ihrer Arbeit — [unter den 30 (von im ganzen 52) Figuren, die die erste Reifeteilung darstellen, finden sich allein 21 metakinetische

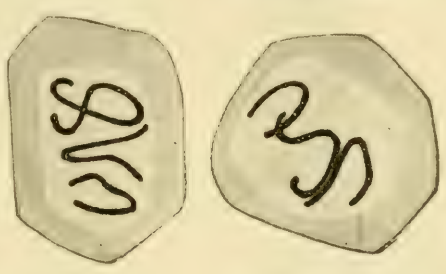
Stadien]. — Bei ihrer etwas übertriebenen Jagd nach Heterochromosomen [die allerdings erfolglos blieb, wie sie in der späteren Arbeit (51) auch zugibt], hat sie bei diesen Bildern allerlei Unregelmäßigkeiten in den gegenseitigen Form- und Lagebeziehungen der Chromosomen aufgefunden, die einem weniger befangenen Beobachter wohl nicht aufgefallen wären; und sie glaubt, diese Unregelmäßigkeiten mit ziemlicher Regelmäßigkeit wiederkehren zu sehen. Allerdings — exceptions prove the rule?! — hat sie stets dabei auch Ausnahmen gefunden. So soll die Telosynapsis sich gewöhnlich bei zwei Paaren zeigen, während das dritte ringförmig auseinanderweicht; sie schreibt darüber: „In rare cases all three pairs may come into the spindle in the form of rings, but usually only one pair takes this form. Fig. 24 is a very frequent prophase appearance, showing one ring with overlapping ends, and the other pairs, one of them simply crossed, the other changing from the parasynapsis arrangement of the earlier prophase to the telosynapsis method of union of the chromosomes in metaphase" (s. Textfig. 28). Ähnliche Wendungen finden wir an einigen anderen Stellen; vgl. auch Zitat p. 585 oben (Anm.). Im einzelnen verweise ich auf die Ausführungen STEVENS'. Ohne diesen Details der ersten Spermatocytenteilung nachgeforscht zu haben, kann ich mich bei der Beschreibung in der Hauptsache auf die vor- und nachmetakinetischen Stadien beschränken.

Der Beobachtung dieser Stadien stellen sich einige Schwierigkeiten in den Weg infolge der in dieser Zone eingetretenen Kammerung. Da die in einer Kammer befindlichen Samenzellen meist auf derselben Entwicklungsstufe gefunden werden, so ist namentlich für den Anfang häufig eine Entscheidung über die Aufeinanderfolge der einzelnen Stadien erst nach sorgfältiger Beobachtung möglich.

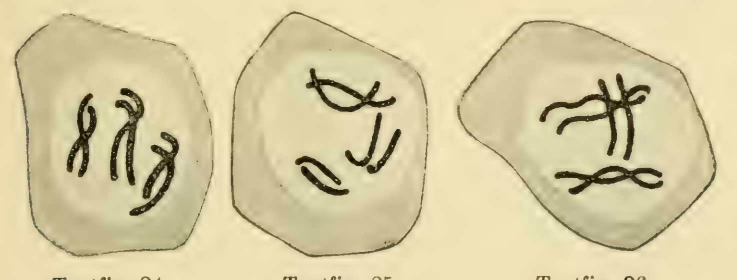
Aus dem Spirem der Wachstumszone bilden sich drei Fäden; deutlich lassen sich dieselben erst erkennen, wenn sie durch Einschrumpfen eine gewisse Verkürzung erfahren haben. Der Übergang vom Spirem zu den dreifädigen Stadien muß ziemlich schnell vor sich gehen, da man die letzteren nur verhältnismäßig sehr selten sieht. Wie die Textfig. 22 und 23 zeigen, sind die Fäden meist in der Mitte umgebogen oder zeigen doch eine leichte Krümmung, so daß man versucht sein könnte, eine Querteilung anzunehmen. Die meisten Teilungsbilder, die meine Präparate aufweisen, sind wieder die mit den sechs paarweise angeordneten Chromosomen; auch auf diesem Stadium ist, wie aus den Text-

fig. 24—26 ersichtlich ist, die Größe der Chromosomen noch keine einheitliche, sondern die Konzentration des Chromatins schreitet noch immer, wenn auch in geringem Maße, fort. Nach STEVENS' Fig. 16 teilt sich der Faden schon lange bevor er seine definitive Länge erreicht hat, etwa auf dem Stadium meiner Textfig. 22; doch habe ich so früh keine Spaltung beobachten können.

Ob die drei Fäden, aus denen die sechs Chromosomen entstehen, das ganze Chromatin des Spirems verkörpern, erscheint manchen Autoren fraglich, da die Chromatinmenge der Chromosomen zu der des Spirems scheinbar in keinem Verhältnis steht. Aus diesen Bedenken ist 1904 GOLDSCHMIDTS Theorie von den zweierlei Chromatinsubstanzen herausgewachsen; er unterscheidet, wie schon p. 596 erwähnt, ein Tropho- und ein Idiochromatin. Der gleichen Ansicht ist MOROFF (38); er sagt in seinen „Oogenetischen Zellstudien I." p. 478: „Ein Vergleich zwischen den Chromosomen der ersten Richtungsspindel und dem Spirem läßt außerdem ohne jeden Zweifel erkennen, daß die ersteren an Masse nur einen Bruchteil vom Spirem ausmachen. Wir müßten also, falls wir die Chromosomen direkt vom Spirem



Textfig. 22. Textfig. 23.

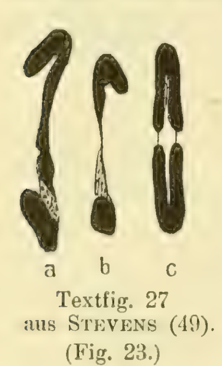


Textfig. 24. Textfig. 25. Textfig. 26.

ableiten wollen, einen großen Verlust an Chromatin annehmen. Wie sich aber diese Chromatinabstoßung vollzieht, ohne daß die Komponenten der doppelwertigen Chromosomen in ihren physiologischen und morphologischen Werten nicht darunter leiden würden, entzieht sich gänzlich unserer Vorstellung." Das Chromatin, das ausgestoßen wird, nennt er nach GOLDSCHMIDT das

Trophochromatin, während das übrige das Idiochromatin darstellt. Die Möglichkeit einer solchen Auffassung kann man nicht von der Hand weisen; denn ein Beweis für oder wider wird sich schwer erbringen lassen, da das Verschwinden des Chromatins schnell und unkontrollierbar, etwa wie das des Nukleolus, vor sich gehen könnte. Doch muß bemerkt werden, daß wir auch die Schrumpfungsfähigkeit des Chromatins als bedeutenden Faktor bei den chromatischen Umgestaltungen kennen gelernt haben.

Sobald man die drei Fäden deutlich erkennen kann, ist der Nucleolus unsichtbar geworden; was aus ihm geworden ist, lassen die Färbungsmethoden nicht erkennen; nur ganz selten scheint ein verschwindender Rest noch sichtbar zu sein. Trotzdem die Kernmembran sich aufgelöst hat, findet man bis zur Metaphase hin den Kernraum noch durch hellere Tinktion von dem Zellplasma unterschieden. Über die gegenseitigen Größenverhältnisse gilt das früher (S. 586) bei Behandlung der Spermatogonien Gesagte. Die in der Konzentration am weitesten vorgeschrittenen (kleinsten) Chromosomen sind meist auffällig gerade Stäbchen, während die größeren mehr gewundene Fäden darstellen (Textfig. 25 und 26). Als metakinetische Stadien und zugleich zur Illustration ihrer „Telosynapsis“ führe ich die Fig. 23 und 24 von Stevens an (Textfig. 27 und 28). Weiter brauche ich darauf nicht einzugehen.



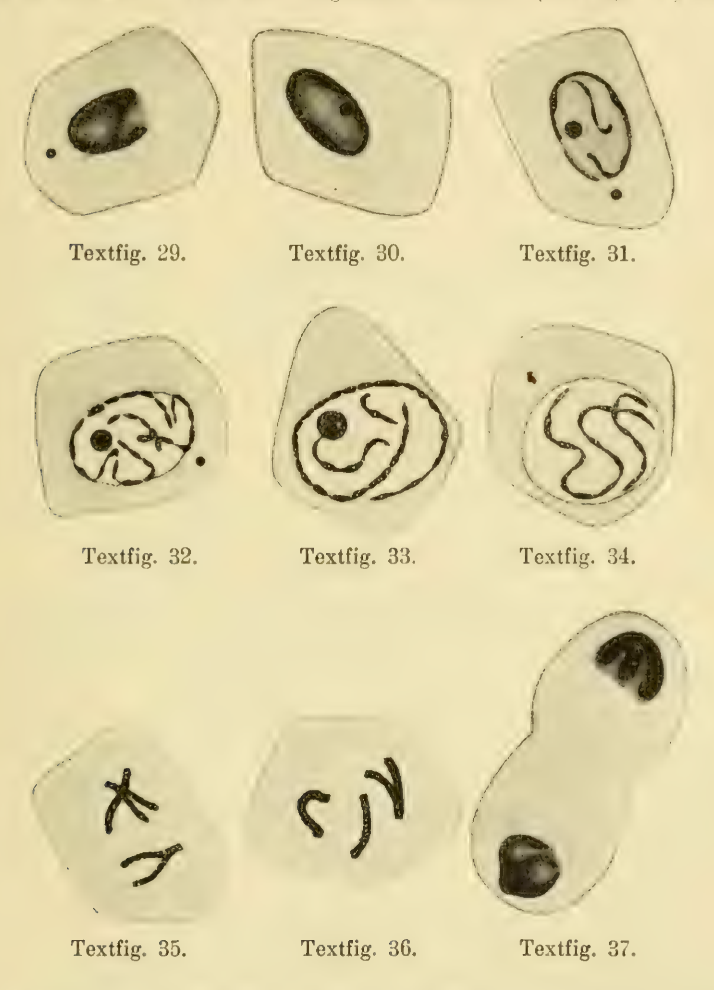
Textfig. 27
aus Stevens (49).
(Fig. 23.)



Textfig. 28
aus Stevens (49).
(Fig. 24.)

Während der Telophase verschwinden die Chromosomen bald, indem sie sich zusammenballen und Vakuolen bilden (Textfig. 29). Es findet ein kleines Ruhestadium statt. Während sich das Chromatin, noch immer in zusammenhängender unförmlicher Masse, peripher anordnet, tritt ein kleiner Nukleolus auf (Textfig. 30), der mit Vergrößerung des Kernraumes (Textfig. 31) ebenfalls an Größe zunimmt. Gleichzeitig lockert sich das Chromatin und zeigt die Tendenz, sich fadenförmig anzuordnen. Textfig. 33 stellt eine ausgewachsene Spermatocyte II. Ordnung dar. Der Kern und der Nucleolus haben ihre definitive Größe erreicht. Das Chromatin zieht sich in einigen wenigen Windungen fadenförmig durch den

Kernraum. Ein Vergleich mit dem Spirem vor der ersten Spermatozytenteilung zeigt, daß das Chromatin an Menge sehr abgenommen hat. Bei dem Wachsen des Kernes scheint es sich also vorzüglich um Aufnahme von Kernsaft zu handeln; das wohl nur, um zur Vorbereitung für die nächste Kernteilung das rechte Operationsfeld zu schaffen. Auf dem folgenden Stadium (Textfig. 34) sieht



Textfig. 29. Textfig. 30. Textfig. 31.

Textfig. 32. Textfig. 33. Textfig. 34.

Textfig. 35. Textfig. 36. Textfig. 37.

man schon einen Zerfall in Chromatinfäden, und zwar sind es drei, die schnell zu kleinen Stäbchen zusammenschrumpfen und sich, wie Textfig. 35 und 36 zeigen, durch Längsspaltung teilen, nachdem der Kern sich aufgelöst hat. Gleichzeitig verschwindet wieder der Nucleolus. Es muß betont werden, daß bei Culex pipiens nach der ersten Spermatocytenteilung ein regelrechtes,

wenn auch schnell verlaufendes Ruhestadium eintritt, ehe der Kern zur zweiten Teilung schreitet; es ist nur kein ausgeprägtes Brockenstadium vorhanden. Häufig sieht man neben der Kernmembran ein, manchmal auch zwei punktförmige färbbare Körnchen liegen. Man darf diese wohl für das bei der Teilung auftretende Zentrosom halten.

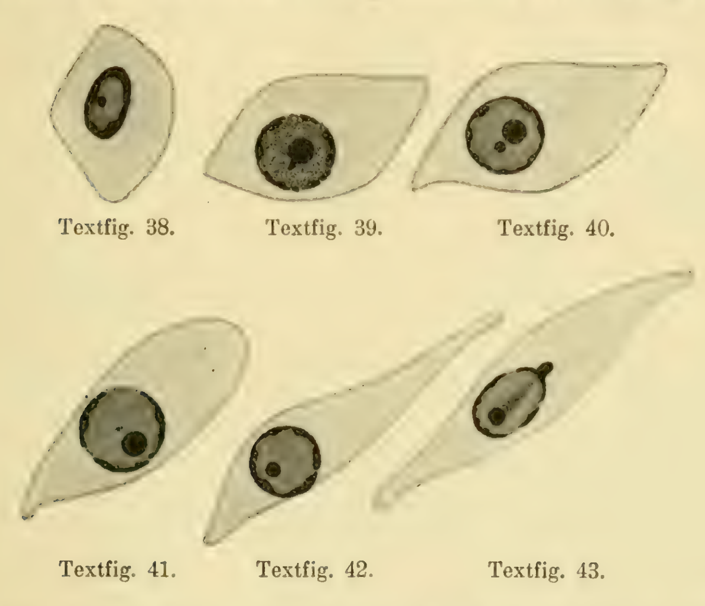
Stevens geht mit wenigen Worten über die zweite Spermatocytenteilung hinweg. Zum Schlusse ihrer Arbeit beschreibt sie dann noch einen letzten Versuch, bei Culex Heterochromosomen aufzufinden (p. 213), „a final effort to decide whether the smaller pair of chromosomes is equal or unequal", indem sie vergleichsweise auf einzelne Phasen der Spermatogonien und Spermatocytenteilungen zurückkommt; doch mit negativem Erfolg: „it is possible in each case that one chromosome is slightly larger than its mate, but the difference is certainly not conspicuous." In ihrer Arbeit 1911 gesteht sie denn auch p. 109: „A careful rëexamination of the germcells of Culex .... revealed no such heterochromosomes in those species", und p. 110: „In Culex no such inequality or composite condition of one pair of chromosomes could be detected." Mir ist, wie schon gesagt, nirgends ein Sonderchromosom aufgefallen; die endgültige Entscheidung muß jedoch, wie erwähnt, einem Vergleich mit Ovarial- und Körperzellmitosen vorbehalten bleiben.

Die Spermatocyten II. Ordnung besitzen einen Durchmesser von etwa 3,0 Teilstrichen. In der Telophase findet wieder die Auflösung der Chromosomen statt. Das Chromatin ballt sich zusammen und bildet Vakuolen zwischen sich. In Textfig. 37 ist ein solches Stadium abgebildet, auf der einen Seite mit bereits beginnender Vakuolenbildung; die Teilung des Zelleibes hat gleichfalls schon begonnen. Das Resultat der zweiten Spermatocytenteilung sind die Spermatiden.

Die Bildungszone.

Die Spermatiden bilden sich allmählich zu den Spermatozoen aus. Textfig. 38 zeigt uns eine ganz junge Spermatide. Der Kern ist noch sehr klein, und das Chromatin bildet noch eine zusammenhängende Masse; doch ist schon ein winziger Nucleolus im Entstehen. Der Kern nimmt bald an Größe zu, das Chromatin ordnet sich peripher in größeren, flächenartig ausgebreiteten Stücken und Körnern an. Jedoch bleibt die definitive Größe des Kerns

im Verhältnis zu früheren Zellbildern weit hinter der des Zellleibes zurück. Im Kernraum liegt ein größerer Nucleolus, dem sich ein kleineres nucleolusartiges Gebilde dicht anlegt. Letzteres wechselt etwas in der Größe. Ich glaubte anfangs, es mit einer quer getroffenen Chromatinschlinge zu tun zu haben; doch fand ich dasselbe so oft, daß ich es bei den Figuren, wo es nicht zu sehen ist, nur durch die Lage verdeckt halte. Dieser zweite Nukleolus tritt hier zum erstenmal und mit ziemlicher Regelmäßigkeit auf. Ich fand Stadien, wo er sich dem Hauptnucleolus als kleiner Zapfen fest anschloß; es wäre also möglich, daß er aus diesem entsteht oder sonstwie mit der Bildung desselben in Verbindung steht.



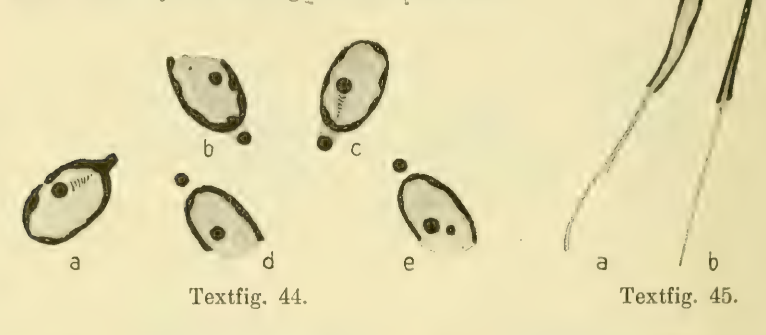
Textfig. 38. Textfig. 39. Textfig. 40.

Textfig. 41. Textfig. 42. Textfig. 43.

Später wird er immer unregelmäßiger und verschwindet schließlich ganz. Während der Ausbildung des Kernes, also schon bald nach der letzten Teilung, zieht der Zelleib sich in die Länge und nimmt eine an beiden Enden zugespitzte Gestalt an, wie es die Textfig. 38—43 zeigen. Der Kern bleibt anfangs rund und liegt etwas nach einer Spitze hin. Die Textfig. 39 und 40 können als Ruhestadien der Spermatiden angesprochen werden.

Mit zunehmender Verlängerung des Zelleibes gehen weitere Veränderungen des Kernes Hand in Hand. Dieser nimmt zunächst ellipsoide Gestalt an; meist ist nur noch ein Nucleolus vorhanden, und auch dieser hat an Größe abgenommen (Textfig. 43). Es macht manchmal den Eindruck, als wenn er zur Peripherie des

Kernes hin abflösse (Textfig. 43). Außen hat sich währenddessen ein kleiner runder Körper an eine Schmalseite des Kernes angelegt (Textfig. 44), der manchmal dem Kern als eine Spitze aufsitzt (Textfig. 43). Ich muß es unentschieden lassen, ob diese Erscheinung aus der Zelle herrührt oder ob sie Kernsubstanz darstellt (vielleicht das Centrosoma!?). Unterdessen hat sich die Zelle noch weiter, namentlich an der kernfreien Seite, in die Länge gezogen; auf dem nächsten Stadium zerfällt das Zellplasma, und es erfüllt den Hoden als eine feinkörnige Substanz, in der die Kerne eingebettet liegen. Man findet jetzt häufig Kerne, bei denen



Textfig. 44. Textfig. 45.

das Chromatin von einer schmalen Seite zurückgetreten ist, so daß diese wie eine offene Blase (Düte) aussehen. Die Textfig. 44*b*, *d*, *c* zeigen solche Stadien; in Textfig. 44*e* findet sich auffälligerweise noch der zweite Nukleolus. Weiter sieht man, den Kern sich immer mehr in die Länge strecken und den Spermatozoenschwanz auftreten (Textfig. 45*a*). Ein ausgewachsenes Spermatozoon stellt Textfig. 45*b* dar.

Ich muß gestehen, daß diese Schilderung der Spermatozoenbildung lückenhaft ist; doch glaube ich zur Entschuldigung anbringen zu dürfen, daß bei den kleinen Zellelementen auf Schnittpräparaten nicht viel mehr herauszuholen ist, ohne daß man vom Gebiet des der Beobachtung Zugänglichen weg in das der Hypothesen gerät. Aus diesem Grunde unterlasse ich es auch, auf Deutungsversuche aus der spermatogenetischen Literatur zum Vergleiche einzugehen.

Zur Lehre von der Chromosomenindividualität.

Die verschiedenen Probleme, die sich an das Studium der Geschlechtszellen anknüpfen, hängen mehr oder weniger von dem

Standpunkt ab, den man zu der Theorie von der Chromosomenindividualität einnimmt. Auf dieselbe einzugehen, gebieten mir schon die Ausführungen von STEVENS. Daß gerade die Chromosomen für alle die Prozesse, Geschlechtsbestimmung, Vererbung, Reduktion, verantwortlich gemacht werden, kann insofern nicht auffällig sein, als unsere Färbetechnik vor allen anderen Zellelementen gerade das Studium der chromatischen Prozesse in besonderem Maße ermöglicht. Darin liegt jedoch eine gewisse Einseitigkeit der Theorie, die auch dadurch nicht behoben wird, daß das Chromatin vielleicht nur ein Sammelbegriff für eine ganze Reihe von Kernstoffen ist, die nur das eine gemeinsam haben, daß sie auf unsere technischen Mittel gleichmäßig reagieren. Auffällig muß es jedoch erscheinen, daß man die Individualität nicht dem Chromatin als solchem, sondern den chromatischen Elementen zuschreibt, die als „Individuen" nur für die kurze Zeit der Kernteilung sichtbar auftreten, während die ganze Zeit der gewöhnlichen Zelltätigkeit nichts von ihrer individuellen Natur verrät.

Die Mindestforderungen, die die Individualitätshypothese an die Chromosomen stellt, beziehen sich, kurz gesagt, auf Masse, Gestalt und Lagebeziehungen derselben. Doch würden diese die Aufstellung einer eigenen Theorie nicht rechtfertigen, da gleiche Forderungen sich auch bei anderen Zellelementen erfüllt fänden; die Theorie verlangt vielmehr eine führende Rolle der Chromosomen bei den Zellprozessen (Reduktion) und legt ihnen individuelle (vererbende, geschlechtsbestimmende) Eigenschaften bei. Dieser Umstand macht dieselbe zu einer so fundamentalen Bedeutung, daß es nur konsequent ist, zu fordern, sie gelte überall und komme allen Anforderungen nach, oder sie falle, wenn sie auch nur an einer Stelle oder in einem Punkte nicht zutreffe.

BOVERI (7, 8), einer der Begründer und Hauptvertreter der Individualitätslehre, bezeichnet die Zahlenkonstanz der Chromosomen nicht als Beweis, sondern nur als „unerläßliche Basis" für die Theorie (1909, p. 234). Er hat die Chromosomenverhältnisse hauptsächlich bei Ascaris megalocephala studiert. Die Gestalt läßt er Veränderungen unterworfen sein, Teilung und Konjugation können eintreten, wie es etwa bei Protozoen zutrifft. Als Moment für die Theorie führt er die gleiche gegenseitige Lage der Chromosomen bei Schwesterzellen an; angenommen, daß dies bei Ascaris zutrifft — sonst sind solche Beobachtungen wohl nicht gemacht worden —, so könnte das ebensogut als Gegenbeweis vorgebracht werden; denn diese

Tatsache könnte zeigen, daß die Direktive zur Chromosomenbildung von der Zelle ausgeht, unter deren immer gleichen Gesetzen die beobachtete Regelmäßigkeit sich immer wiederholt. Es sei erwähnt, daß Boveri an anderer Stelle trotzdem eine Reihe von Chromosomen-(Schleifen-)gruppierungen, wenn auch nicht alle möglichen, erwähnt. Die Lage kann nur dann als Beweis für die Theorie herangezogen werden, wenn sie verlangt, daß ein Chromosom da, wo es verschwindet, auch wieder entsteht; allerdings auch das nur unter manchen Voraussetzungen. Dies führt uns zur Forderung der Kontinuität der Chromosomen. Die Theorie muß natürlich verlangen, daß die Chromosomen zwischen zwei Teilungen der Masse nach die gleichen bleiben. Für Ascaris will Boveri den Beweis erbracht haben; wie die Aufstellung der Theorie zeigt, dehnt er diese Feststellung auf die ganze Tierwelt aus.

Bonnevie (5, 6) bezeichnet sich als Anhängerin der „Rabl-Boverischen" Individualitätshypothese, wenn ihre Beobachtungen auch ganz anderer Art sind. Sie nimmt von Teilung zu Teilung eine fortlaufende Generationsfolge der Chromosomen an, indem sie jedes in einem früheren endogen entstanden sein läßt. Sie hat mit dieser vom Standpunkt der Lehre aus erklärlichen Forderung die Individualitätslehre wohl auf die Spitze getrieben. Ebenso nennt Öttinger (40) sich einen Anhänger der Lehre, wenn auch seine Beschreibung vom Bau der Chromosomen (s. p. 587) eher das Gegenteil vermuten ließe. Schleip (45) drückt sich sehr vorsichtig aus; er kommt p. 424 zu dem Resultat, daß „die Chromosomen in den heranwachsenden Keimzellen n i c h t i m m e r sich auflösen, oder sonst irgendwie ihre Individualität verlieren", und er hält es für „n i c h t u n w a h r s c h e i n l i c h, daß die Chromosomen, da, wo sie sich aufzulösen scheinen, doch in einer nicht nachweisbaren Gestalt erhalten bleiben". Leider würde es zu weit führen, näher auf die Literaturangaben einzugehen. Sie scheinen mir nicht sehr überzeugend, trotzdem sie, soweit hier erwähnt, nur die notwendigen Grundlagen für eine solche Theorie beweisen wollen.

Fick (13, 14, 15) hat insbesondere die Haltlosigkeit der Individualitätslehre gezeigt; er führt fast alle Gründe, die ihre Anhänger für sie in Anspruch nehmen, gegen dieselbe ins Feld. Wohl hauptsächlich als Gegengewicht hat er seine Manövrierhypothese aufgestellt. Ebenso unumwunden erklären sich gegen die Individualität, insbesondere gegen eine Kontinuität der Chromosomen, Popoff (42, 43), Buchner (9), Meves (36, 37); sie halten

mit O. HERTWIG (1906, p. 207: nach MEVES zitiert) das Chromosom für „einen taktischen Verband", „der nur unter besonderen Umständen in Kraft tritt, und in welchem sich die elementaren Einheiten sammeln, um besondere Funktionen zu erfüllen, wobei es gleichgültig ist, ob die Sammlung stets in derselben Ordnung wie bei anderen Gelegenheiten stattfindet". Auch GOLDSCHMIDTS Ansichten stehen der Individualität entgegen. War FICK es, der vor allen den energischsten Stoß gegen die Lehre tat, so gebührt R. HERTWIG, POPOFF, GOLDSCHMIDT usw. das Lob, durch Aufstellung neuer Theorien auf Zellvorgänge breiterer Basis zurückverwiesen zu haben. Doch soll hiermit der Nutzen, den die Individualitätslehre gerade durch die einseitige Bevorzugung der Chromosomenuntersuchung verursacht hat, nicht bestritten werden.

Aber auch dem Chromatin als solchem individuelle Fähigkeiten und Eigenschaften zuschreiben zu wollen, dürfte aus naheliegenden Gründen nicht berechtigt sein. Wir müssen vielmehr die ganze Zelle als Einheit ansehen, in der die einzelnen Elemente voneinander abhängig und ineinander greifend die Funktionen ausüben, die das organische Leben der Zelle ausmachen. Individualität heißt hier nur, die Rätsel, die uns die ganze Zelle aufgibt, analysierend auf die Elemente übertragen, denen wir dieselbe zuschreiben. Solange wir daher keinen tieferen Einblick in die Lebensvorgänge der Zelle bekommen, dürfte FICKS Manövriergedanke mehr Anklang finden, der eigentlich keine Hypothese ist, sondern nur die tatsächlichen Erscheinungen am Chromatin uns in anschaulichem Bilde wiedergibt.

Wie aus den Zitaten p. 585 hervorgeht, bekennt STEVENS sich als Anhängerin der Chromosomenindividualität, indem sie einmal für Culex eine Kontinuität der Chromosomen von Teilung zu Teilung stillschweigend annimmt, und weiterhin eine Konsequenz der Theorie, die Existenz von väterlichen und mütterlichen Chromosomen, für Culex in Anspruch nimmt. Die Anhänger der Theorie nehmen, wie wir gesehen haben, als Beweis für die Kontinuität entweder (BOVERI usw.) an, daß in jedem Ruhekern entsprechend der Anzahl der Chromosomen aus anastomosierenden Chromatinkörperchen bestehende Chromatinbezirke sich befinden, in die die Chromosomen nach einer jeden Teilung zerfallen und vor denselben durch Einziehen der Anastomosen wieder entstehen sollen, oder (BONNEVIE usw.), daß von jedem Chromosom während der funktionellen Tätigkeit im Ruhestadium ein kleines,

individuelles Stückchen erhalten bleibe, aus dem sich vor der Teilung ein neues Chromosom bilde. Stevens hat, ohne sich einer dieser Ansichten anzuschließen, keinen Beweis für eine solche erbracht und auch nicht bringen können, da sie Ruhestadien nicht studiert (wenigstens in ihrer Arbeit nicht behandelt) hat.

Ich habe bei Culex pipiens überall zwischen zwei Teilungen ein Ruhestadium vorgefunden, und zwar, ausgenommen das Stadium zwischen den beiden Spermatocytenteilungen, ein ausgeprägtes Brockenstadium mit vollständig aufgelösten Chromosomen. Auch die Bildung des Kerns von der Telophase an schließt es vollständig aus, daß hier für jedes Chromosom getrennte Bezirke geschaffen werden. Dazu kommt noch in der Wachstumszone der Verstäubungsprozeß des Chromatins und weiter die Bildung des weitläufigen Fadenknäuels. Man kann wohl kaum die Windungen des Fadens damit erklären, daß das Chromatin bestrebt sei, die zu einem Chromosom gehörigen, überall verstreuten Teilchen wieder in der richtigen Reihenfolge zu sammeln. Bei Culex pipiens spricht also alle Wahrscheinlichkeit gegen die Kontinuität der Chromosomen.

Damit fällt jedoch auch die Konsequenz, in einer paarweisen Anordnung der Chromosomen das Vorhandensein von väterlichen und mütterlichen Komponenten zu sehen. Gegen eine solche Folgerung spricht schon der Bau des Spirems und die Entwicklung der Chromosomen aus demselben. Wir können diesen Vorgang der Chromosomenanordnung und Entstehung eben nur als ein für Culex eigentümliches „Manövrierreglement" ansehen. Abgesehen davon, daß es sehr starken und berechtigten Zweifeln unterliegt, dem Chromatin allein das Vererbungsmonopol zuzuschreiben, würde es auch sehr bedenklich sein, den Chromosomen Komplexe von Eigenschaften beizulegen, oder überhaupt sichtbare Erbeinheiten, deren Träger die Chromiolen seien, anzunehmen. In diesem Falle können wir, wie aus den feinsinnigen Betrachtungen Ficks hervorgeht und bei einer Durcharbeitung der einschlägigen Literatur sehr nahe gelegt wird, eigentlich nur von einer Analogie zwischen den chromatischen Vorgängen und den Vererbungsgesetzen sprechen.

Auf die Folgen, die sich hieraus für eine „Reduktion der Erbeinheiten" ergeben, will ich nicht weiter eingehen. Was die „Reduktion der Chromatinmasse" betrifft, glaube ich auf die Beschreibung der Spermatozyten II. Ordnung verweisen zu können. Es bliebe noch die „Zahlenreduktion" übrig. Nach dem, was ich bei Besprechung der Spermatogonienteilungen gesagt habe, wird

es verständlich sein, wenn ich hier eine etwas abwartende Stellung beobachte. Nach STEVENS Erklärung würde es sich um einen — durch die „Synapsis" allerdings komplizierten — sogenannten „Primärtypus der Reduktion" handeln. Doch scheint meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. W. STEMPELL, der STEVENSsche Modus dieser Reduktion nicht ganz zuzutreffen. Bestimmend für ihn ist besonders der Umstand, daß unter den vielen Teilungsbildern sich nicht ein einziges mit einem „synaptischen" Auseinanderweichen zweier Chromosomen findet, daß im Gegenteil manche zusammengehörige Chromosomen an ihren Enden eine kleine Umbiegung zeigen, die vielleicht eine Querteilung vermuten lasse, was ja auch die, allerdings sehr selten gesehenen, drei langen Chromatinfäden rechtfertigen würde. Da nach mündlicher Mitteilung STEMPELL gleichfalls „6" für die Normalzahl der Chromosomen zu halten geneigt ist, müßte dann also die Reduktion in der Wachstumsperiode erfolgt sein. Doch hält auch er wegen der Möglichkeit jener „synaptischen" Phänomene zuvor eine Untersuchung weiterer (somatischer wie Ovarial-) Teilungsstadien für erforderlich.

Ich schließe hiermit den spermatogenetischen Teil, um zur morphologisch-histologischen Besprechung der Hodenwandungen überzugehen.

Die Hodenwandungen.

Über die Gestalt des Hodens von Culex pipiens sind wohl allgemein richtige Angaben vorhanden. Dagegen gehen die Ansichten über die Hodenhülle ziemlich auseinander. Die Hodenanlage von C. pipiens ist im Puppenstadium von zwei Schichten umgeben, außen von einer dicken bindegewebigen Hülle und innen von einer winzig dünnen synzytialen Zellage. Am besten trifft CHOLODKOWSKY diese Verhältnisse, indem er — allerdings über C. annulatus — schreibt (p. 402): „Der kleine länglich ovale Hode ist dicht von einer Fettkörperhülle bedeckt. Seine eigentliche Wand besteht aus einer synzytialen Lage flacher Epithelzellen mit großen, rundlich ovalen Kernen und setzt sich nach hinten unmittelbar in die ähnlich gebaute Wand des Samenleiters fort." Jedoch modifiziert er im allgemeinen Teil seine Angaben, so daß ich ihm nicht mehr ganz zustimmen kann; er führt nämlich zusammenfassend über Dipteren aus (p. 402): „Die Wand des Testikels ist verschieden gebaut. Sehr konstant ist eine dicke und

feste, meist pigmentierte Hodenkapsel, welche bei gewissen Arten durch eine viel dünnere und mehr lockere Haut ersetzt wird (Tipula), selten aber ganz zu fehlen scheint (Culex). Fast ebenso konstant ist die wandständige Epithelschicht, die mit dem Epithel des Vas deferens zusammenhängt, selten aber in der Peripherie des Hodens gleichmäßig entwickelt ist (Tipula, Culex), indem das Epithel nach vorn meist immer niedriger wird, um in vielen Fällen im blinden vorderen Ende des Hodens ganz zu verschwinden (Laphria, Asilus, ...). In den meisten Fällen sendet dieses Epithel zellige Fortsätze in die Innenhöhle des Hodens, in welcher dieselben ein System von unvollständigen verästelten Scheidewänden bilden, die bei verschiedenen Dipteren in sehr verschiedenem Grade entwickelt sind. Außer diesen zwei Schichten kann die Wand des Hodenfollikels noch durch Fettkörper Zellen und durch eine äußere Pigmenthülle verstärkt werden."

Kulagins Angaben sind sehr dunkel und ungenau; er nimmt zwei Hodenhüllen an, und zwar schon „bei ganz jungen Larven" „eine innere aus spindelartigen Zellen und eine äußere aus zylindrischen Zellen" (p. 877).

Heimann nimmt bei Larven ebenfalls zwei Hodenwandungen an, „eine äußere Pigmentschicht und eine innere, aus Zylinderzellen bestehende Epithelschicht" (p. 10). Doch decken sich diese mit der von mir beobachteten äußeren Hülle.

Wie aus dem folgenden hervorgehen wird, sind diese verschiedenen Angaben zum Teil dadurch verursacht, daß von den einzelnen Autoren verschiedene Entwicklungsstadien untersucht worden sind, ohne auf die Entwicklung derselben Rücksicht zu nehmen. Letzteres hat allerdings Kulagin versucht.

Die äußere Hodenhülle.

Meine Beobachtungen über die äußere Schicht während des Puppenstadiums ergaben folgendes:

Zur Untersuchung gelangten sowohl S.-A.-E.- als K.-B.-S.-E.-Präparate, die mit E.-H. gefärbt und zum Teil mit Eosin oder Boraxkarmin nachbehandelt worden waren.

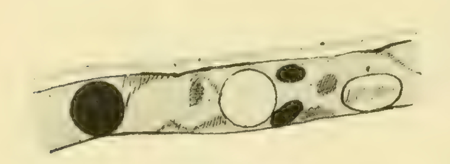
Die äußere Umhüllungsschicht umgibt den Hoden in seiner ganzen Ausdehnung. Besonders stark ist sie am oralen Ende entwickelt. Mit dem Körperbindegewebe steht sie nur in ihrer mittleren Partie in Verbindung, während das orale und anale Ende frei in das Körperinnere hineinragen. Nur selten, bei anormal starker Hülle, konnte ich außerdem noch einen Zusammenhang

in der Gegend des oralen Hodenendes konstatieren. Das erwähnte körperliche Bindegewebe ist ein auf der dorsalen Körperseite unter dem Epithel hinziehendes Gewebe von ziemlich großer Ausdehnung.

Der Bau der Hodenhülle sowie ihre Inserierung verraten eine dreifache, eine befestigende, schützende und ernährende Natur derselben. Die Aufgabe der Befestigung ist ohne weiteres klar. Die Schutzwirkung dürfte sich auf zweierlei erstrecken: einmal bewirkt die Hülle eine Isolierung der Samenzellen von den Körperzellen und garantiert so eine stetige und unabhängige Entwicklung derselben; sodann ist in dem weitmaschigen Bau des Gewebes und in der Art der Befestigung eine Dämpfungsvorrichtung gegeben, die bei den zuckenden, hin und her schnellenden Bewegungen des Tieres zur Vermeidung äußerer Störungen nötig erscheint. Über die ernährende Funktion des Gewebes gibt uns der histologische Aufbau desselben Aufschluß.

Stark ist das Gewebe in der Gegend der Keimzone entwickelt, vor allem am oralen Ende, wo die zweite, innere Hodenwendung noch nicht nachzuweisen ist. Malpighische Gefäße und Tracheen treten nur an den oralen Teil der Hülle heran, und zwar, ohne in das Hodeninnere einzudringen, ein Zeichen dafür, daß sich hier vorzüglich die assimilatorische Tätigkeit abspielt. Das Gewebe fällt besonders auf durch die vielen bald größeren, bald kleineren Vakuolen, die ihm den lockeren, weitmaschigen Charakter verleihen. Wie weit hierbei den technischen Hilfsmitteln eine Rolle zuzuschreiben ist, will ich dahingestellt sein lassen. Gerade im oralen Teil fand ich vielfach die Vakuolen teilweise mit einer grauen, geronnen aussehenden Masse erfüllt; es kann sich hier wohl nur um Sekrete handeln, die in den Vakuolen aufgespeichert sind. Ein weiteres Charakteristikum sind die vielen in der Grundsubstanz liegenden Einschlüsse. Besonders häufig sind tiefschwarz tingierte Körper von meist kugelig bis ellipsoider Gestalt und wechselnder Größe. Daß es sich hier um Assimilationsprodukte handelt, dürfte sicher sein; ob es aber Fettkörperchen sind, wofür ähnliche Körper von manchen Autoren angesehen werden (Fetthülle!), will ich wenigstens nicht behaupten, da die E.-H.-Färbung nähere Schlüsse nicht zuläßt. Selten, und nur im oralen Teil, finden sich Kerne; eine feinere Struktur ist meist nicht nachzuweisen; doch zeigen sie vielfach zackige Ausläufer, wodurch sie den Eindruck von sezernierenden Kernen machen. Jedenfalls weist auch dieser Umstand auf eine stark assimilatorische Tätigkeit des Gewebes hin. Stücke von Zellgrenzen sind nur selten zu

finden. Außerdem findet man hier und da im oralen Teil, ohne irgendeine Regelmäßigkeit in der Anordnung zu zeigen, Gruppen von winzig kleinen, gelblichen, stark lichtbrechenden Körnchen, die als Pigmentkörner anzusprechen sind. Die nähere Natur derselben ist unbekannt; von manchen Autoren werden sie als Stoffwechselprodukte angesehen. Die Grundsubstanz des Gewebes ist homogen bis feinkörnig, selten auch grobkörnig und dann, besonders bei Eosinnachfärbung dunkel violett gefärbt. In der Grundsubstanz finden sich noch manche graue Einschlüsse von wechselnder Gestalt, über deren Funktion ich jedoch nichts aussagen kann. Der histologische Bau des Gewebes vereinfacht sich, wie aus dem Vorhergehenden hervorgeht, zum analen Hodenende hin. Die Textfig. 1—3 und 46 geben ein allgemeines Bild von dem Aussehen der Hülle; Textfig. 47 ist ein kleines Stück bei sehr starker Vergrößerung entworfen. Die Breite der Hüllschicht beträgt auf dem Stadium der Textfig. 3 etwa 25 μ, auf dem der Textfig. 2 etwa 10 μ.



Textfig. 46.



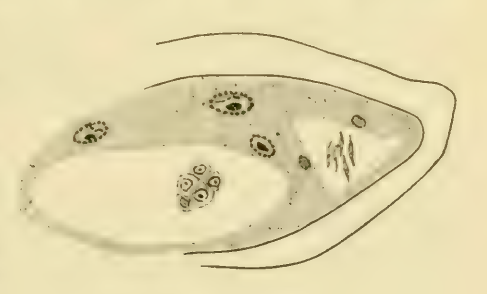
Textfig. 47.

Man braucht nicht anzunehmen, daß die äußere Hodenhülle durch Umwucherung des Körpergewebes entstanden ist, sondern eher, daß sich beide aus mesodermalen Zellen in gleicher Weise entwickelt haben. Kulagin nennt die Zellen bei jungen Larven „mehr oder weniger regelmäßig zylindrisch“. Bei weiter entwickelten Larven soll sich in den meisten dieser Zellen ein Fetttropfen bilden. „Die äußere Hülle der erwachsenen Mücken besteht aus typischen Fettzellen, die unmerklich ins Fettgewebe übergehen. Außerdem befindet sich in den Fettzellen ein Pigment“ (p. 877). Was den zelligen Charakter des Gewebes angeht, kann ich nur bemerken, daß er sich bei Larven kurze Zeit vor der Ver-

puppung schon nicht mehr findet. Wenn daher HEIMANN (p. 10 und Textfig. 4—8) ein „Epithelgewebe" „aus zylindrisch bis plattenförmig gebauten Zellen" angibt, gilt das wohl nur für jüngere Stadien. HEIMANN spricht ferner von einer äußeren Pigmentschicht, und ebenso erwähnt CHOLODKOWSKY eine „Pigmentkapsel" bei manchen Dipteren (s. Zitat p. 612). Bei Larven habe auch ich das Pigment in der Peripherie der äußeren Hülle angeordnet gefunden. Ob es aber gerechtfertigt ist, von einer selbständigen Pigmentschicht oder -kapsel zu sprechen, weiß ich nicht. Jedenfalls handelt es sich bei HEIMANNS „äußerer Pigmentschicht" plus „innerer Epithelschicht" nur um die von mir erwähnte äußere Hodenhülle.

Meine Beobachtungen über **die innere Hodenwandung** im Puppenstadium:

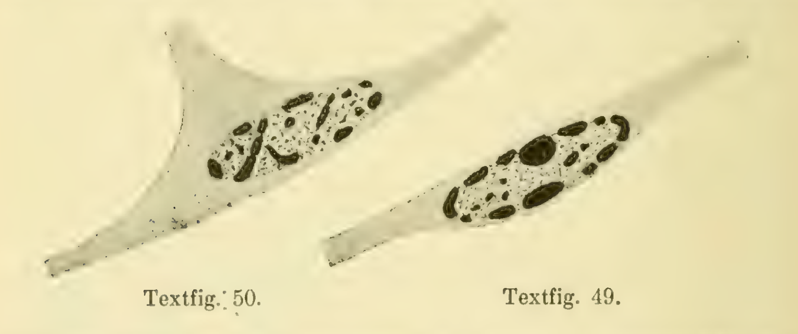
Die innere Hodenwandung erfüllt zwei Aufgaben, sie kleidet den Hoden von innen aus und verursacht die gegen Ende der Wachstumszone eintretende Kammerung des Hodens. Die Wandung gleicht einer feinen Membran, die dem Hoden dicht anliegt und ihn fast in seiner ganzen Länge, von der fraglichen Existenz am oralen Ende abgesehen, umgibt (s. Textfig. 1, 2 u. 46). In der Keimzone ist sie nur schwer, im äußersten Teil derselben, in der oralen Wölbung, ist sie gar nicht nachzuweisen. Nach dem analen Ende nimmt sie an Ausdehnung etwas zu; und besonders in der analen Höhlung des



Textfig. 48.

Hodens, wo dieser in das Vas deferens (Textfig. 48) übergeht, ist sie stark und deutlich entwickelt (s. jedoch: Zitat aus CHOLODKOWSKY, p. 611). Sie darf wohl als Synzytium angesprochen werden, denn Zellgrenzen fand ich nirgends angedeutet, wohl aber Kerne hier und da in ihr verstreut. Die Kerne sind lang gestreckt ellipsoidisch, jedoch immer noch breiter als die Wandung selbst, so daß diese an den Stellen, wo sich Kerne befinden, etwas vorgebuchtet ist (Textfig. 49). Das Chromatin ist in kleinen Körnern durchweg oberflächlich angeordnet; meist läßt sich auch ein kleiner Nucleolus unterscheiden. Selten finden sich die Kerne im oralen Teil der Wandung, häufiger werden sie vom Ende der Wachstumszone an.

An dieser Stelle beginnt die Kammerung des Hodens; sie geht vom analen Ende aus und hält immer Schritt mit der Entwicklung der Samenzellen, so daß bei Spermatozoen, Spermatiden, Spermatocyten II. Ordnung und teilweise schon I. Ordnung sich die Kammerung vorfindet, während sie bei den Spermatocyten zu Ende der Wachstumszone noch in Vorbereitung ist. An diesen Stellen wächst die Membran ins Innere des Hodens hinein und schließt durch weitere Verzweigung Gruppen von Samenzellen in Kammern ab (s. Textfig. 1 u. 2). Ob die Abtrennung bestimmter Zellkomplexe durch deren Entwicklung oder Entstehung vorgezeichnet war, läßt sich schwerlich feststellen, jedoch vermuten. Unentschieden muß ich die physiologische Seite der Kammerung lassen, ob wir es hier mit einer weiteren Schutzeinrichtung für die Samenzellen zu tun haben oder ob es sich lediglich um eine Analogie- resp. Homologiebildung zu der



Textfig. 50. Textfig. 49.

gleichzeitig im Ovarium stattfindenden Eiröhrchenbildung handelt. Unentschieden auch, in welchem Verhältnis Membran und Kammerung zur Hodenentleerung stehen. Die Zellen einer Kammer nehmen eine von den anderen gesonderte Weiterentwicklung, so daß das bisher einheitliche, von vorn nach hinten fortschreitende Bild der Samenzellenentwicklung etwas gestört wird. An den Stellen, wo eine Kammerwandung ins Inneredes Hodens abgeht (Textfig. 50; s. auch 1 u. 2), oder wo verschiedene Kammerwandungen zusammenstoßen, finden wir meist Kerne eingelagert.

Die Grundsubstanz der Wandung bildet eine homogene, äußerst feinkörnige Masse. Eine Differenzierung der Randschicht ist kaum oder gar nicht nachzuweisen.

Es läge nahe, diese innere Wandung durch Differenzierung aus einem im Larvenstadium zelligen, breiteren Epithel abzuleiten, doch habe ich nirgendwo, auch nicht bei älteren Larven, Anhaltspunkte dafür gefunden. Man müßte dann doch gerade

in der Keimzone noch Überbleibsel dieser ursprünglichen Zellschicht vorfinden. KULAGIN versucht eine solche Herleitung; er schreibt darüber bei Larven, p. 877: „Die Zellen der inneren Hülle sitzen nahe aneinander und an einigen Stellen sitzen sie in zwei, drei Reihen . . . . . . Bei weiterem Wachstum der Larven machen sich folgende Veränderungen im Bau beider Hüllen bemerkbar. Die spindelartigen Zellen der inneren Hülle treten auseinander und berühren sich nur mit ihren schmalen Enden. An den Stellen, an welchen diese Zellen in zwei, drei Reihen sitzen, wachsen sie ins Innere der Hoden." Jedoch ist, was den ersten Teil dieser Ausführungen betrifft, schon früher (p. 579) gezeigt worden, daß es sich hier um Samenzellen handelt. Der zweite Teil seiner Angaben ist mir unklar und unverständlich geblieben. Zutreffend sind erst seine Angaben, wo er den Bau der inneren Hülle bei erwachsenen Tieren schildert. Sie decken sich so weit mit meinen Beobachtungen. Daß HEIMANN von einer solchen Membran nichts erwähnt, finde ich erklärlich, wenn ich auch glaube, daß sie bei älteren Larvenstadien sicher schon, allerdings in geringerem Umfange, vorhanden ist. Ob die Membran sich von HEIMANNS „innerer" Schicht bei jüngeren Larven ableiten läßt, liegt außerhalb meiner Untersuchungen. Bei älteren Larven deckt sich unzweifelhaft seine „innere" Schicht mit meiner äußeren, wenn auch seine Schilderung derselben mir zu den erwähnten Bedenken Anlaß gab.

Sicher scheint mir jedoch, und insofern steckt ein Körnchen Wahrheit in KULAGINS Ausführungen, daß an der Bildung der inneren Wandung Samenzellen beteiligt sind. Ich beobachtete bei der Bildung der Kammerwandungen eine Degeneration von Samenzellen, die man „Abschwemmung" bezeichnen könnte, ein Abfließen von plasmatischer Substanz zur Kammerwandung hin (s. unter Degeneration). Dann scheint mir auch, wenigstens bei der Bildung der Membran in der Keimzone, durch hochgradige Differenzierung von Samenzellen ein direkter Übergang derselben in die Wandung stattzufinden; einen zweifellos sicheren Beweis dafür kann ich allerdings nicht erbringen. Ich will noch erwähnen, daß mir Kernteilungen, trotzdem ich Kerne in den Kammerwandungen traf, in dieser Membran [ebenso in der äußeren Schicht] nicht begegnet sind. Ich bin geneigt, solche bei der hochgradigen Differenzierung dieses Gewebes auch für ausgeschlossen zu halten. Sollte letzteres zutreffen, so bleibt, falls wir die Bildung der Mem-

bran aus einem Epithel nicht zutreffend finden, nur noch die Entstehung aus Samenzellen übrig.

Heimann hat (l. c. p. 14) bei älteren Larven, im mittleren Hodendrittel, also in einem Stadium, das auch bei den jungen Puppen noch festzustellen sein müßte, die Teilung von Epithelzellen erwähnt; die Teilprodukte sollen sich an die „Spirale“ anschließen und vermutlich (l. c. p. 33) sich zu Geschlechtszellen zurückverwandeln. Abgesehen davon, daß ich den zelligen Charakter der Hodenhülle auf diesem Stadium in Abrede gestellt habe — bei jüngeren Stadien würde ich nichts einzuwenden haben — widerspräche ein solches Phänomen auch unseren Anschauungen über das Wesen der Geschlechtszellen. Hat Heymons (27) 1893 bereits darauf hingewiesen, daß bei Insekten, vor allem bei Dipteren, die Geschlechtszellen schon sehr frühzeitig, noch vor Ausbildung des Blastoderms, als sogenannte Polzellen zur Anlage kommen (p. 263), so haben wir nach den neuesten Untersuchungen Grund anzunehmen, daß bei allen Lebewesen von höherer Zelldifferenzierung, die Geschlechtszellen sich herleiten aus den noch nicht differenzierten Embryonalzellen, vielleicht sogar von der ersten Furchung her. Wie aus Versuchen hervorgeht, besitzt bei vielen Organismen noch jede Embryonalzelle (der ersten Furchungen) die Fähigkeit, zu einem Organismus auszuwachsen, ist also in gewissem Sinne noch Geschlechtszelle, mit dem Unterschied zwar, daß auf diesem frühen Stadium noch keine Befruchtung nötig ist. Die Aufgabe der Geschlechtsanlage besteht also darin, die Geschlechtszellen in ihrer ursprünglichen, undifferenzierten, den Urzellen ähnlichen Gestalt und Wertigkeit zu erhalten, sie davor zu bewahren, daß sie durch anderweitigen Gebrauch von ihrer Lebensfähigkeit und Entwicklungsmöglichkeit einbüßen. Daher denn auch, wie Simroth (46) ausführt, ihre geschützte Lage an Körperstellen, wo die wenigsten Oxydationsprozesse stattfinden, bei Insekten an einer von Tracheen ziemlich freien Stelle und überdies noch durch eine starke Hülle vor dem Eindringen schädlicher Elemente gesichert. Allerdings wird auch bei den Geschlechtszellen durch die schnell aufeinander folgenden Vermehrungsteilungen und die mit Wachstum und Ernährung verbundenen Oxydationsprozesse eine Beeinträchtigung ihrer Lebensfähigkeit herbeigeführt. Wir können annehmen, daß zu ihrer Renovation die Prozesse der Wachstumszone nötig werden. Je höher eine Zelle differenziert ist, je mehr ist ihr die Möglichkeit einer Regu-

lierung genommen, je näher ist sie dem organischen Tode gerückt. Es widerstrebt uns, solchen Zellen die Schaffung eines neuen Organismus zuzutrauen; und sichere Beweise für erwähnten Vorgang dürften bisher auch nicht erbracht sein.

Degeneration von Samenzellen.

Ich habe noch ein letztes Kapitel, die Degenerationserscheinungen im Hoden von Culex pipiens, zu behandeln. Eine Art von Degeneration habe ich oben schon (p. 617) Gelegenheit gehabt zu erwähnen, nämlich die „Abschwemmung“ der Samenzellen zum Aufbau der Kammerwandungen. Ich habe dabei auch die Vermutung ausgesprochen, daß andere Zellen vermöge ihrer hohen Differenzierungsfähigkeit ganz in die Wandung übergingen. Es kommen hiernach bei den Degenerationsvorgängen zwei Fälle in Betracht:

einmal die völlige Degeneration, die mit der Auflösung des Zellindividuums endigt,

dann die anatomische Umwandlung, Differenzierung, von Geschlechtszellen, die sich in einer Funktionsänderung derselben äußert, ebenfalls eine Degeneration, da sie die Zellen für ihre ursprüngliche Aufgabe unbrauchbar macht. In beiden Fällen handelt es sich vornehmlich um Schutzeinrichtungen für die nichtbetroffenen Samenzellen; eine solche kann sich schon darin äußern, daß die Zellen durch ihre Degeneration den anderen bei ungünstigen Verhältnissen bessere Existenzbedingungen schaffen. Es werden Degenerationen demnach vielfach durch äußere Umstände hervorgerufen. Es können aber auch durch innere Ursachen Geschlechtszellen in einen krankhaften Zustand geraten, der die Degeneration zur Folge hat.

Nach den Bemerkungen p. 618 über die Natur der Keimzellen ist es klar, daß die Geschlechtszellen sich zu den verschiedenen Nebenzwecken ganz besonders eignen, einmal wegen ihres großen Gehaltes an wertvollen Stoffen, und dann wegen ihrer hohen Differenzierungsmöglichkeit. Andererseits wäre es jedoch höchst unökonomisch, das Keimmaterial zu solchen Zwecken zu mißbrauchen, solange andere Zellen diese Funktionen ausüben können, und wenn nicht besondere Umstände dieses verlangen. Es folgt hieraus, daß das Auftreten von Degenerationen sehr variabel ist. Gilt dies für die Keimzellen überhaupt, so kommen bei der Ent-

wicklung der Samenzellen noch andere Momente hinzu, die das stetige Vorkommen derselben ausschließen.

Anormale Zellbildungen im Inneren des Hodens werden von den meisten Autoren nur nebenher erwähnt. Verständlich ist, daß die meisten derartigen Vorgänge mit der Ernährung in Zusammenhang gebracht werden. Doch scheint man dabei zu sehr an die Verhältnisse bei den Eizellen zu denken. Ehe ich zur Besprechung meiner Beobachtungen übergehe, will ich kurz die Angaben der Autoren über Culex erwähnen.

Cholodkowsky (10) sagt über Culex annulatus (p 402): „In der Höhle des Testikels liegen durcheinander sich windende Samenfäden, zwischen welchen stellenweise einzelne große Kerne und eigentümliche rundliche Körper, deren Peripherie stark mit Hämalaun sich färbt, verteilt sind.“

und allgemein über den Dipterenhoden (p. 406):

Es „verdienen die zwischen den Spermatozoen und Spermabündeln zerstreuten Zellen und die dotterähnlichen Kugeln . . . . eine besondere Beachtung . . . . . . Diejenigen Zellen, die in ihrem Protoplasma dotterähnliche Kugeln enthalten, oder stark vakuolisiert sind, sind wahrscheinlich Nährzellen des Hodens; andere, die keine solchen Einschlüsse tragen, stellen vielleicht die zweite (funktionslose) Form der Spermatozoen dar (Empis). Was die frei zwischen den Spermatozoen liegenden dotterähnlichen Kugeln betrifft, so stammen dieselben bei Tipula deutlich vom Hodenepithel; in anderen Fällen ist aber die Herkunft derselben unbekannt.“

Kulagin (31) schreibt p. 880:

„Was diejenigen runden Kerne anbetrifft, die nach den Untersuchungen Prof. Cholodkowskys bei Culex annulatus zwischen den Spermatozoenbüscheln liegen, so gehören sie, nach meinen Untersuchungen, unzweifelhaft zu den Scheidewänden aus Bindegewebe, die die Samenblasen in Kammern teilen.“

Heimann (22) schreibt p. 16:

„Mehrfach waren innerhalb der Keimzone große Zellen zu sehen mit kugeligen, stark gefärbten Kernen, die eine vollkommen kompakte Masse bildeten, im Gegensatze zu den Kernen der Rundzellen, die eine wabige Struktur zeigten (vgl. Fig. 10*C*). Die nähere Natur dieser Zellen konnte ich nicht feststellen. Man könnte sie gewissermaßen für Nährzellen halten, doch habe ich nirgendwo einen Zusammenhang dieser Zellen mit den Samenzellen feststellen können. Teilungen habe ich nur bei diesen Zellen mit den kompakten

Kernen gesehen, nicht aber bei den Samenzellen in den Hoden dieses Objektes.“ [Es handelt sich um sein „Larvenstadium 8 mm“.]

Nach meinen Beobachtungen lassen sich hauptsächlich drei voneinander streng unterschiedene Gruppen aufstellen.

I. Die erste umfaßt die Zellen, die an der Bildung der Hoden- resp. Kammerwandungen beteiligt sind, sei es, daß sie durch den Abbau ihrer plasmatischen Bestandteile der sich bildenden Wandung die Nahrung liefern, sei es, daß sie durch weitgehendste Differenzierung sofort in dieselbe übergehen. Wie Textfig. 51 zeigt, handelt es sich im ersten Falle um ein Abschwemmen des Plasmas zur Wandung hin; der Kern löst sich währenddessen vollständig im Zellplasma auf. Über den Zweck dieser Einrichtung ist schon



Textfig. 51.

früher gesprochen worden (p. 616). Man kann hier von einem periodischen Auftreten der Degeneration reden, da sie sich nur dort findet, wo jeweils die Kammer- oder Wandbildung in Angriff genommen ist. Sie ist mir nicht bei allen Objekten in gleichem Maße aufgefallen; doch ist es ausgeschlossen, sie als eine zufällige Erscheinung zu deuten.

II. Einen zweiten Fall von Degeneration bildet das Vorkommen der sog. Pyknose. Bei diesem Prozeß ballt sich das ganze Chromatin des Kerns zu einem Klumpen zusammen, während die Zellgrenzen sich auflösen, und das Zellplasma nach und nach verschwindet. Schon in der Keimzone findet man manchmal solche Zellen; sie lassen sich durch die ganze Wachstumszone hindurch verfolgen, gegen deren Ende sie bei einigen Objekten besonders häufig wurden. Von den Spermatocytenteilungen an verschwinden sie, indem sie sich vollständig auflösen und wahrscheinlich der Resorption durch

die überlebenden Samenzellen verfallen. Textfig. 52 zeigt ein Anfangsstadium mit beginnender Pyknose. Besonders gegen Ende der Wachstumszone sind vielfach die Chromatinklumpen in zwei oder mehr Teilstücken angeordnet (Textfig. 53 u. 54). Es liegt nahe, in den letzten Fällen verunglückte oder verfrühte Teilungen zu sehen, die auf direktem Wege erfolgt sind. Der Hauptgrund für solche pyknotische Degenerationen dürfte aber in schlechten Lebensbedingungen zu finden sein. Ich habe in einzelnen Objekten mit sehr gut entwickelter Hodenanlage gar keine derartig abnormen Bildungen wahrgenommen, während sie bei anderen wieder sehr häufig waren.

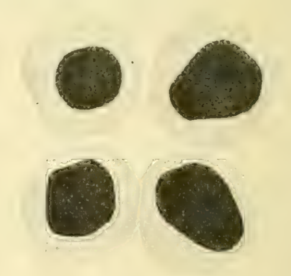


Textfig. 52.

III. Auffällig ist die dritte Degenerationsform. Vereinzelt schon in der Keimzone, häufiger zu Anfang der Wachstumszone treten Zellen auf, deren Kernmembran und Kernstruktur vollständig geschwunden, und deren Zellplasma namentlich bei Eosinnachfärbung dunkelviolett gekörnt ist. Bei jüngeren Stadien ist noch ein Teil des Kerns in Form eines großen Chromatinnucleolus vorhanden (Textfig. 55), und die Körnung manchmal noch nicht ganz durchgeführt. Diese scheint auf Kosten des Kernchromatins vor sich zu gehen. Es sind lebende Zellen, die noch in fortwährendem Wachstum begriffen scheinen. Sie erreichen in der Größe ein Vielfaches der Samenzellen und bleiben in ihrer Gestalt erhalten bis zum Ende der Samenentwicklung, wo sie sich zerstreut zwischen den reifen Samenfäden (Textfig. 1) vorfinden. Es sind dies wahr-

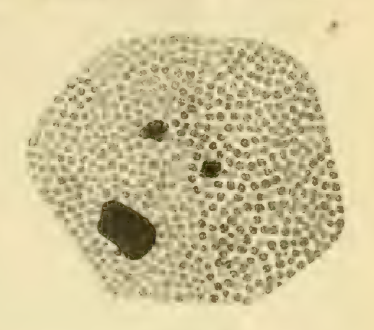


Textfig. 53.



Textfig. 54.

scheinlich die Zellen, die als dotterähnliche Zellen schon älteren Autoren aufgefallen sind. Ein äußerer Anlaß zu dieser sonderbaren Umbildung der Samenzellen kann schwerlich vorliegen. Wir müssen den Grund in inneren Zellverhältnissen suchen.



Textfig. 55.

Außerdem fand ich vereinzelt kleinere und größere peripherisch stark gefärbte Kugeln (s. p. 620 oben) zwischen den Spermien liegen, jedoch nur in den Hoden von schlecht konservierten und mit gewöhnlicher Hämatoxylinfärbung behandelten Präparaten, Bildungen, denen ich deswegen keine weitere Bedeutung zulege.

Die unter II. und III. erwähnten Formen sind wohl die manchmal als Nährzellen gedeuteten Zellen. Es ist ja sicher, daß die Zerfallsprodukte von II. nicht verloren gehen, sondern von den übrigen Samenzellen resorbiert werden; andererseits zeigt aber die Entwicklung der unter III. genannten Zellen, daß es sich hier gar nicht um Nährzellen handeln kann. Nirgends ist eine Resorption dieser Zellen durch Samenzellen zu beobachten; im Gegenteil! gegen Ende der Samenentwicklung scheinen sie noch größer zu sein als zu Anfang derselben; und dann! was sollen diese „Nährzellen" unter den fertigen Samenfäden! Diese Zellen gehen keine Teilungen ein; ihr Auftreten ist sehr variabel und nicht bei allen Objekten wahrgenommen worden.

Eine ebenso interessante wie gewagte Erklärung gibt Popoff (43) vom Standpunkt der Hertwigschen Kernplasmarelationstheorie. Er führt die Degenerationen, wie schon erwähnt, auf tiefe Depressionszustände in der Wachstumszone zurück. Was wohl Gruppe III betrifft, so schreibt er p. 372: „Die ganze vorhergehende Reihe von Depressionen hat aber die Mißstände zwischen Kern und Protoplasma so sehr verschärft, das Plasma selbst ist durch die wiederholten Resorptionsprozesse so sehr geschwächt worden, daß schließlich ein Moment kommt, in welchem die Zelle nicht mehr assimilationsfähig ist. Die von außen zugeführte Nahrung kann nicht mehr in höhere synthetische Stoffe übergeführt werden . . . . Die Nahrung bleibt infolgedessen als eine synthetisch niedrigere organische Gruppe im Zellplasma eingelagert. Solche

niedere synthetische Stoffe der lebenden Substanz, sind die Dotterstoffe . . . . .“.

Und p. 374 bemerkt er:

„Nach dieser Auffassungsweise sind Dotterbildungsprozesse auch in den männlichen Geschlechtszellen zu erwarten.“

Dieser Deutung ist jedoch heftig widersprochen worden. Namentlich MOROFF (38) weist darauf hin, daß Degenerationen entsprechend dem periodischen Auftreten von Depressionen nur periodisch konstatiert werden dürften. Ferner kommen Degenerationen vereinzelt schon in der Keimzone vor. Vor allem wird auch bestritten die Unterscheidung von synthetisch höheren und niederen Assimilationsstufen, sowie die Dotterbildung ohne Beteiligung des Kerns; bei letzterer ist, wie auch meine Beobachtungen zeigen, auch dem Chromatin des Kerns eine große Rolle zuzuschreiben.

Literaturverzeichnis.

1) Arnold, George, The nucleolus and Microchromosomes in the Spermatogenesis of Hydrophilus piceus (Linn.). Arch. f. Zellforschung 1909, Bd. II.

2) Auerbach, Über einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1891.

3) von Baehr, Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von Aphis saliceti, mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Arch. f. Zellforschung 1909, Bd. III.

4) Benda, Neue Mitteilungen über die Entwicklung der Genitaldrüsen und über die Metamorphose der Samenzellen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1891.

5) Bonnevie, Kristine, Chromosomenstudien. Arch. f. Zellforschung 1908, Bd. I.

6) Dies., Chromosomenstudien, II. Teil. Arch. f. Zellforschung 1909, Bd. II.

7) Boveri, Theodor, Zellenstudien. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 1888, Bd. XXII.

8) Ders., Die Blastomerenkerne von Ascaris megalocephala und die Theorie der Chromosomenindividualität. Arch. f. Zellforschung 1909, Bd. III.

9) Buchner, P., Das akzessorische Chromosom in Spermato- und Oogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion. Arch. f. Zellforschung 1909, Bd. III.

10) Cholodkowsky, N., Über den Bau des Dipterenhodens. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1905, Bd. LXXXII.

11) Demandt, Karl, Der Geschlechtsapparat von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1912, Bd. CIII.

12) Dufour, L., Recherches anatomiques et physiologiques sur les Diptères. Mémoires de l'Académie des Sciences 1851, T. XI.

13) Erdmann, Rh., Experimentelle Untersuchungen der Massenverhältnisse von Plasma, Kern und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigelei. Arch. f. Zellforschung 1909, Bd. II.

14) Fick, R., Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1905, Suppl.-Bd.

15) Fick, R., Vererbungsfragen, Reduktions- u. Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgeschichte 1907, Bd. XVI.
16) Giard, La métamorphose est-elle une crise de maturité génitale? Bull. de la soc. Entom. de France 1900.
17) Goldschmidt, R., Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des Dicrocoelium lanceatum Stil. et Hass (Distromum lanceolatum). Arch. f. Zellf. 1908, Bd. I.
18) Goldschmidt, R., Ist eine parallele Chromosomenkonjugation bewiesen? Arch. f. Zellforschung 1908, Bd. I.
19) Ders., Die Chromatinreifung der Geschlechtszellen des Zoogonus mirus Lss. und der Primärtypus der Reduktion. Arch. f. Zellforschung 1909, Bd. II.
20) Gutherz, S., Zur Kenntnis der Heterochromosomen. Arch. f. mikr. Anat. 1907, Bd. LXIX.
21) Häcker, Val., Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool., Bd. I. Jena 1907.
22) Heimann, H., Über den Eintritt der Geschlechtsdifferenzierung bei den Larven von Culex pipiens L. Inaug.-Diss., Zoolog. Inst. Münster i. W.
23) Hennings, Beiträge zur Kenntnis der die Insektenentwicklung beeinflussenden Faktoren. Biolog. Zentralbl. 1907, Bd. XXVII.
24) Hertwig, O., Allgemeine Biologie.
25) Hertwig, R., Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verhandl. d. Deutschen Zoolog. Gesellsch. 1905.
26) Ders., Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforschung 1908, Bd. I.
27) Heymonns, R., Über die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen bei den Insekten. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin 1893.
28) Hurst, H., The post-embryonic development of a gnat (Culex). Proceedings and Transactions of the Liverpool Biological Society 1890, Vol. IV.
29) Korschelt-Heyder, Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen.
30) Kulagin, Der Bau der weiblichen Geschlechtsorgane bei Culex und Anopheles. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1901, Bd. LXIX.
31) Ders., Zur Naturgesch. d. Mücken. Zool. Anz. 1907, Bd. XXXI.
32) Lams, Hon., Les divisions des spermatocytes chez la fourmie (Camponotus Herculeanus L.). Arch. f. Zellf. 1908, Bd. I.
33) Lee-Mayer, Grundzüge der mikroskopischen Technik.
34) Lenhossek, M. v., Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikrosk. Anat. 1898, Bd. LI.
35) Metalnikoff, Zur Verwandlung der Insekten. Biol. Zentralbl. 1907, Bd. XXVII.
36) Meves, Friedr., Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Aphis mellifica L.) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikr. Anat. 1907, Bd. LXX.
37) Ders., Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellforschung 1908, Bd. I.
38) Moroff, Th., Oogenetische Studien I. Arch. f. Zellf. 1909, Bd. II.

39) OBST, P., Untersuchungen über das Verhalten der Nukleolen bei der Eireifung einiger Mollusken und Arachnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1899, Bd. LXVI.
40) ÖTTINGER, RICH., Zur Kenntnis der Spermatogenese bei Myriapoden. Samenreifung und Samenbildung bei Pachyiulus varius FABRE. Arch. f. Zellf. 1909, Bd. III.
41) PÉREZ, Sur la métamorphose des Insectes. Bull. de la soc. Entom. de France 1899.
42) POPOFF, METH., Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Arch. f. mikrosk. Anat. 1907, Bd. LXX.
43) Ders., Experimentelle Zellstudien. Arch. f. Zellf. 1908, Bd. I.
44) RAUTMANN, HERM., Der Einfluß der Temperatur auf das Größenverhältnis des Protoplasmakörpers zum Kern. Experimentelle Untersuchungen an Paramaecium caud., I. Teil. Arch. f. Zellforschung 1909, Bd. III.
45) SCHLEIP, WALD., Vergleichende Untersuchung der Eireifung bei parthenogenetisch und bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Ostrakoden. Arch. f. Zellforschung 1909, Bd. II.
46) SIMROTH, Bemerkungen zu einer Theorie des Lebens. Verhandl. d. Deutschen Zool. Gesellsch. 1905.
47) STEMPELL, W., Leitfaden für das mikroskopische Praktikum. 1911.
48) STEVENS, N. M., A study of the germ cells of certain Diptera with reference to the Heterochromosomes and the phenomena of Synapsis. The Journal of experim. Zoology 1907/08, Vol. V.
49) Dies., The chromosomes in the germ cells of Culex. Journ. of experim. Zoology 1910, Vol. VIII.
50) Dies., Further studies on Heterochromosomes in Mosquitoes. Biolog. Bull. 1910/11, Vol. XX.
51) WASSILIEF, A., Die Spermatogenese von Blatta germanica. Arch. f. mikr. Anatomie 1907, Bd. LXX.
52) WILSON, EDM. B., Studies on Chromosomes. Journ. of experim. Zoology 1905, Vol. II.

Figurenerklärung.

Fig. 1. Längsschnitt durch den Hoden einer eben ausgeschlüpften Imago; *a* Wachstumszone, *b* Reifungszone, *c* Bildungszone; a_1 Spermatocyten I. Ordnung, c_1 Spermatiden.

Fig. 2—4. Querschnitte durch den Hoden: 3 u. 4 durch die Keimzone; 2 bei beginnender Kammerung.

Fig 5—11. Spermatogonien.

Fig. 12—20. Spermatocyten der Wachstumszone: Verstäubungsprozeß, Entwicklung des Spirems; 18—20: Spermatocyten I. Ordnung.

Fig. 21. Nucleoli: *a* und *b* die häufigsten Formen.

Fig. 22—26. Pro- und Metaphasen der I. Reifeteilung.

Fig. 27 u. 28. STEVENS' Fig. 23 u. 24. „Metakinesis“ (Metaphase und Anaphase) der I. Reifeteilung.

Fig. 29—37. Spermatocyten II. Ordnung und ihre Teilung zu Spermatiden.

Fig. 38—45. Umbildung der Spermatiden zu Spermatozoen.

Fig. 46 u. 47. Die äußere Schicht.

Fig. 48—50. Die innere Hodenwandung.

Fig. 51. „Abschwemmung“ von Samenzellen zur inneren Hodenwandung.

Fig. 52—54. Pyknosen.

Fig. 55. „Dotter“zelle.

In Fig. 1 u. 2 sind nicht alle Samenzellen eingetragen; Fig. 3 u. 4 sind etwas schematisiert; die Fig. 5—26, 29—45 und 49—55 sind nur insofern schematisiert, als sie von den mikroskopischen Bildern vergrößert entworfen und flächenhaft (nicht körperlich) gezeichnet sind. Fig. 38 ist verhältnismäßig etwas zu klein ausgefallen.

Weitere Erklärungen s. im Text.

Sitzungsberichte

der

Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft

zu Jena.

Sitzung vom 8. Mai 1914.

I.

Über moderne Ernährungsfragen.

Von **Fr. N. Schulz.**

Es werden zunächst die Versuche besprochen, welche dafür sprechen, daß der tierische Organismus nicht nur aus Aminosäuren, sondern auch aus Ammoniaksalzen und aus Harnstoff Eiweiß aufbauen kann. — Sodann werden die modernen Bestrebungen, die Eiweißzufuhr durch die Nahrung sowie die Gesamtmenge der Nahrung wesentlich niedriger zu legen, wie es das VOITsche Kostmaß verlangt, besprochen. Vor einer Verallgemeinerung dieser Bestrebungen ist zu warnen, da die Gefahr einer Schwächung des Organismus vorliegt. Bei extremer Bevorzugung der vegetabilischen Kost ist dafür zu sorgen, daß durch gehörige körperliche Arbeit eine zu starke Belastung des Magendarmkanals vermieden wird. Auf jeden Fall ist auch dafür zu sorgen, daß durch Benutzung konzentrierter pflanzlicher Nahrungsmittel die Masse der Nahrung eingeschränkt wird. Endlich wird über die FUNKsche Auffassung der Vitamine und Avitaminosen berichtet. Vortragender hat in einer Anzahl von Versuchsreihen nach dem Vorgange von FUNK bei Tauben „experimentelle Beriberi" durch Reisfütterung erzeugt und sich von der prompten Heilbarkeit der schweren Erscheinungen durch Reiskleienextrakte sowie durch Hefeextrakte überzeugt. Es werden photographische Aufnahmen von erkrankten und wieder geheilten Tieren vorgeführt. Vortragender ist der Meinung, daß eine periphere Neuritis wenigstens bei den spastischen Formen der Erkrankung nicht das wesentliche des Symptomenkomplexes bedingt. Es spricht dafür, daß die Ausfallserscheinungen in bestimmter, wenn auch wechselnder Weise, lokalisiert sind. Die Tiere machen vielfach ausgesprochene Zwangsbewegungen; ständiges

Rückwärtsstreben, sich nach hinten Überschlagen ist häufig zu beobachten, ebenso einseitige Kopfrotationen. Man hat den Eindruck, daß es sich wesentlich um Störungen des Gleichgewichtsapparates handelt. Dafür spricht auch, daß, wie auch FUNK hervorhebt, durch Schwingen der Tauben die Krankheitserscheinungen ausgelöst werden können. Oft sind die ersten deutlichen Symptome nach der Fütterung zu beobachten, bei der die Tiere eine Weile zwangsweise in der Rückenlage gehalten werden. Von allgemeinstem Interesse ist die durch diese Untersuchungen festgestellte Tatsache, daß eine Nahrung, was die Verteilung der Stoffe und die Kalorienmenge anbelangt, vollwertig sein kann und trotzdem ungeeignet.

II.

Sitzung vom 22. Mai 1914.

Zur Kritik des Neovitalismus.

Von **Julius Schaxel.**

Es ist eine alte unerledigte Prinzipienfrage der Biologie, ob das Lebendige als Objekt der Naturforschung der gleichen Betrachtungsweise wie das Anorganische unterworfen werden kann. Wird das Leben als eine Kombination physikalischer und chemischer Ereignisse angesehen, dann besteht die Lebensforschung in der Auflösung der komplexen Kombination in die einfachen Wirkungsweisen physikalischer und chemischer Art. So will es der Mechanismus. Die nicht mechanistischen Betrachtungsweisen vermuten in den Lebenserscheinungen ein nur dem Lebendigen eigentümliches Sondergeschehen, das sich von den physikalisch und chemisch faßbaren Vorgängen wesentlich unterscheidet. Sie suchen die spezifisch vitalen Phänomene als solche zu kennzeichnen. Das Ziel des Vitalismus ist die Ergründung des elementaren Lebens.

Der Arbeitsweg des Mechanismus ist dem Biologen vorgezeichnet. Er ist der erprobte der Physik und Chemie, deren Ergebnisse er voraussetzt und deren Methode er sich bedient.

Der Vitalismus läßt seinen Vertretern freie Hand in der Wahl der Mittel, das von ihnen angenommene Geheimnis zu entschleiern.

Die Geschichte der Biologie und der Philosophie weist mannigfache Versuche vitalistischen Erfassens des Lebens auf. Als einer der neuesten sei Bergsons schöpferische Entwicklung genannt.

Mit der mechanistischen Betrachtungsweise hat erst die zweite Hälfte des 19. Jahrhunderts Ernst gemacht. Gegen diesen zwar tatkräftigen, aber zu der kritischen Selbstbesinnung wenig geneigten Mechanismus wendet sich wieder der Neovitalismus, von dem ein Vertreter alle übrigen als Denker und Forscher weit überragt: Hans Driesch. Er beginnt mit der Methode des Mechanismus zu arbeiten, indem er von der Analysis der einzelnen Erscheinung ausgeht. Aber auf eben diesem Wege gelangt er zu der weiterer Zerlegung trotzenden Vitalität, deren Bewältigung andere, als bloß analytische Mittel zu fordern scheint. In bewunderungswürdiger, durch ihre beständige Bemühung um Klarheit hinsichtlich der Voraussetzungen und der Ziele mustergültiger Arbeit entnimmt er der Analysis der organischen Formbildung und der organischen

Bewegungen seine Beweise für die Autonomie des Lebens, denen er noch zahlreiche Indizien anfügt.

Hier soll nur von der Formbildung auszugsweise die Rede sein und alles Tatsächliche nur als Beispiel berührt werden.

Als Material für seine analytischen Experimente benutzt DRIESCH die jungen Keime der Echinodermen. Aus der Aufzucht isolierter einzelner Blastomeren und größerer Keimstücke ergibt sich, daß aus Teilen Ganzes gebildet werden kann. Als Gegenstück dazu werden aus zur Verschmelzung gebrachten Ganzkeimen Teilbildungen im Rahmen proportionierter Einheitsbildungen erzeugt.

DRIESCH sagt, mit solchen Feststellungen habe er die in mechanistischem Sinne für die Entwicklung aus dem Ei von ROUX und WEISMANN erdachte präformistische Hypothese widerlegt. Die Entwicklung könne nicht dadurch geschehen, daß eine Anlagestruktur durch differentielle Teilungen in die Tektonik des Ausgeführten zerlegt werde, weil die Ganzbildungen aus Keimteilen und die Teilbildungen aus Ganzkeimen lehren, daß in jedem Keimteil viel mehr Bildungsmöglichkeiten liegen, als bei der typischen Entwicklung verwirklicht werden. Die prospektive Potenz der Keimteile ist größer als ihre prospektive Bedeutung.

Die früheren Stadien der Ontogenesis erweisen sich als morphogenetische Systeme, in denen jeder Teil die gleichen Bildungsfähigkeiten hat und jeder Teil von beliebigem Umfang ein harmonisches Ganzes bilden kann. Sie sind harmonisch-äquipotentielle Systeme und die frühe Entwicklung trägt die Kennzeichen der Differenzierung solcher Systeme.

Sie geschieht äquifinal, d. h. bei der Konstanz in dem Ausgang und dem Ergebnis der Gestaltungen besteht Variabilität in dem Vorgange ihrer Herstellung.

Nicht nur auf typischem Wege wird Typisches gebildet, sondern auch bei Störung des typischen Weges erfolgt auf atypischem Wege die Bildung von Typischem. Die Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme verläuft regulatorisch im Hinblick auf ihr harmonisches Endprodukt. Feststeht der Ausgang und das Ziel, nicht aber der Weg.

Es fragt sich, ob dergleichen, wie es die mechanistische Betrachtungsweise will, als Leistung einer Maschine, d. h. im Raume in typischer Anordnung wirkender physikalischer und chemischer Agentien angesehen werden kann.

Die die Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme leistende Maschinerie müßte gleichermaßen in dem ganzen System, in jedem Element und in jeder beliebigen Anzahl von Elementen ganz enthalten sein, ein Postulat, dessen Erfüllung für eine physikalisch-chemische Mannigfaltigkeit unmöglich ist.

Für „fixierte" Entwicklung, wo nur von typischem Ausgang auf typischem Wege Typisches gebildet wird, könnte eine Maschinentheorie Anwendung finden; nicht aber dann, wenn gezeigt wird,

daß auch auf atypischem Wege Typisches zustandekommt. Eine Maschine bleibt nicht dieselbe, wenn man ihr beliebige Teile nimmt.

Bei der organischen Formbildung waltet über dem im Raume Ausgedehnten ein nicht räumliches Agens, das die räumlichen Agentien in Rücksicht auf die Gesamtheit reguliert und einem harmonischen Ziele entgegenführt. Die Seele des Ganzen beherrscht die Teile.

Bei der Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme ist die Entelechie am Werke, der alles physikalisch-chemisch Faßbare nur Mittel zu dem Zwecke ist, den sie formbildend verwirklicht.

Das Spezifische jeder organischen Gestaltung liegt in ihrem Ziele.

Harmonie, Regulation, Äquifinalität, Zielstrebigkeit, die uns bei der Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme begegnen, sind Eigenschaften des Lebens, die sich nicht in physikalische und chemische Wirkungsweisen zerlegen lassen. An ihnen versagt die Analysis. Sie sind vielmehr der Ausdruck eines elementaren Naturfaktors eigener Art, eben der Entelechie.

Angesichts der Unauflösbarkeit der Entelechie proklamiert Driesch den Vitalismus.

Ich glaube, daß Drieschs Beweis in sich richtig ist. Wenn die grundlegenden Formbildungen der Ontogenesis als die Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme geschehen, wird sich die Forschung mit der Feststellung entelechialen Wirkens zu bescheiden haben, eine Beschränkung, die bei rechter Betrachtung hoffnungslos verstimmen muß; denn statt eines immer sich vertiefenden Einblickes in das Getriebe organischen Werdens erfahren wir nicht mehr, als daß Entelechie wirkt. Driesch selbst weiß über sie trotz langwieriger Vorbereitungen und nachfolgender Erörterungen nichts zu sagen, als daß sie eben da ist.

Um solchem unanschaulichen Vitalismus zu entgehen, bietet sich nur die eine Möglichkeit, die Tatsachen der Ontogenesis erneut der Durchforschung zu unterziehen, um zu prüfen, ob die Befunde Drieschs endgültig sind.

Wir vermissen bei Driesch eine lückenlose Verfolgung des einzelnen Objektes mit allen zur Verfügung stehenden Forschungsmitteln. Recht häufig erfahren wir bei der Mitteilung der hochbewerteten Endergebnisse nicht, was eigentlich im einzelnen bei dem Massenversuch vor sich gegangen ist. Ferner bleibt die Beobachtung fast ausnahmslos auf den äußeren Anschein beschränkt. Besonders den Intrazellularprozessen wird überhaupt keine Beachtung geschenkt.

Meine eigene mit Hilfe der Zytologie versuchte Analysis der Entwicklungsvorgänge ist in der Tat zu wesentlich anderen Ergeb-

nissen gelangt als die DRIESCHS, obgleich die Objekte und die Experimente teilweise dieselben sind.

Folgendes sei hier in Kürze zusammengefaßt:

Das zu der Entwicklung bereite Ei ist in keinem Fall ein homaxones Gebilde, das um den Kern im Mittelpunkte homogenes oder in allen Radien gleichgeschichtetes Plasma besitzt, sondern es ist durch eine für jede Art typische Konstitution ausgezeichnet.

Die Konstitution des reifen Eies ist maßgebend für den Verlauf und das Resultat der ersten Furchungsteilung, indem sich für die Einstellung der Teilungsspindel nur eine Möglichkeit bietet. Die Eikonstitution stellt demnach den Determinationskomplex für die Konstitution der Blastomeren des 2-Stadiums dar, die durch den nach Zeit, Ort, Sonderungsrichtung und Größe der Teilstücke bestimmten ersten Teilungsschritt zustande kommt. Die Blastomeren übernehmen von dem Ei die gleichsinnige Anordnug der Substanzen, die eine nachträgliche Modifikation dadurch erfährt, daß die Zellen nach einem vorübergehenden Stadium der Ausrundung zu nahezu kugelförmigen Gebilden sich gegeneinander abflachen und dementsprechend in ihrer Gestalt verändert werden.

Die Untersuchung der weiteren Teilungsschritte lehrt, daß sie in einer Weise vor sich gehen, die mit der des ersten in allen wesentlichen Zügen übereinstimmt. Jede einzelne Teilung ist vollständig determiniert durch die Konstitution der ungeteilten Zelle. Die Tochterzellen erhalten ihre Konstitution bis zu der eigenen Teilungsbereitschaft nach Maßgabe der Konstitution der Mutterzelle und den Druckwirkungen ihrer Nachbarschaft. Aus solchen einzelnen in sich bestimmten Teilungsakten setzt sich die ganze Furchung zusammen.

Wir können die bei jeder Teilung wirksamen Faktoren in zwei Komplexe zusammenfassen:

Mit dem primären Faktorenkomplex bezeichnen wir die Tatsache, daß jede Blastomere sich gemäß der von dem Ei übernommenen Substanzanordnung teilt. Es verhält sich dadurch jede Blastomere wie das Ei bei der ersten Teilung. In dieser Hinsicht stimmen alle Furchungsteilungen miteinander überein und es bleibt die Konstitution aller Blastomeren desselben Keimes ähnlich.

Von dem sekundären Faktorenkomplex sprechen wir um dem Umstand gerecht zu werden, daß sich von dem 2-Stadium an die Blastomeren des Keimes gegeneinander abplatten. Durch die Druckwirkungen der Nachbarzellen wird die Gestalt der Blastomeren im Vergleich zu dem ungeteilten Ei in bestimmter Weise verändert und dadurch die Anordnung des Inhaltes beeinflußt. Es wird jeder Blastomere eine von ihrer Lage im Keime abhängige Besonderheit aufgeprägt, die ihre Teilung mitbestimmt.

Die Grundrichtung des Verhaltens jeder Einzelzelle ist primär durch die in ununterbrochener Kontinuität von dem Ei übernommene Substanzlokalisation determiniert. Ihre Beziehung zu dem

Keimganzen wird sekundär durch die Druckwirkungen der Nachbarzellen hergestellt. Zu der Annahme weiterer in ihrer Wirkung nicht durchschauter, geheimnisvoller Einflüsse des Ganzen auf die Teile ist nicht der mindeste Grund vorhanden.

Da die Teilung jeder Blastomere durch primär in ihr wirkende und sekundär in sie gebrachte Faktoren für sich bestimmt wird, ist die Reihe der sich folgenden Teilungen eine durchaus einsinnige und der jeweils bestehende Zustand allein von dem, was vorhergegangen ist, abhängig. Von der ersten Teilung an schafft jede weitere die Bedingungen, die für den Ausfall der ihr folgenden Teilung maßgebend sind. Die Determination der Furchung geschieht in sukzessiven Akten.

Weil sich die Furchung in sukzessiv determinierten Einzelereignissen erledigt, ist jedes Stadium unabwendbar an seine Geschichte gebunden. Es ist immer nur als ein bestimmt Gewordenes zu verstehen. Zugleich ergibt sich daraus, daß es müssig ist, in einem Stadium mehr als die Determination des ihm unmittelbar folgenden zu suchen. Es findet sich immer nur eine eindeutige und begrenzte Vorbestimmung der Zukunft, die ein ferneres Ziel durchaus unerkennbar macht. Kein Stadium kann übersprungen werden, weil nur für das nächstfolgende die Bedingungen sich ergeben. Alle Einzelakte sind unerläßlich notwendig und nur aus den Einzelakten ist der Aufbau des Ganzen zu durchschauen.

Die Aufteilung des Eies geschieht nach Maßgabe seiner Konstitution. Indem der Beginn der Furchung in dem Ei determiniert ist und der primäre und der sekundäre Faktorenkomplex in sukzessiven Akten wirken, muß das in bestimmter Art Begonnene auch in dieser bestimmten Art weitergehen und zu einem bestimmten Ende führen. Die Furchung geht von einem typischen Anfang aus, nimmt einen typischen Verlauf und gelangt zu einem typischen Effekt. Die Entwicklung ist ein einsinniges Geschehen. Es wird nur ausgeführt, was jeweils in der Zellkonstitution determiniert ist.

Wenn das Furchungsgeschehen in sukzessiven Akten determiniert wird, dann muß mit einem irgenwie veränderten Akt die Determination für den Folgeakt und damit für alle weiteren verändert sein. Es muß die Furchung von dem Stadium an, in dem der veränderte Eingriff gewirkt hat, die Bahn des Typischen, d. h. des in der vor der Veränderung bestehenden Konstitution Bestimmten, verlassen und neue Bahnen einschlagen, die von der veränderten Konstitution der Zellen bestimmt werden. Gemäß der strengen Gebundenheit des in sukzessiven Akten determinierten Geschehens an seine Geschichte und der begrenzten Vorbestimmung des erst Auszuführenden, muß jede induzierte Alteration in ihren Folgen bestehen bleiben. Eine Richtigstellung des von dem Typus abirrenden, des Atypischen, auf ein typisches Ende hin können die in dem sich Entwickelnden selbst liegenden Faktoren nicht bewirken.

In der Tat läßt es sich durch Veränderungen der Eikonstitutionen, die während der Ausreifungsumlagerungen induziert werden, erreichen, daß der Radiärmodus der Furchung von Asterias in den Spiralmodus und der Spiralmodus von Aricia in den Radiärmodus übergeführt wird. Besteht statt der typischen Größenordnung der Zellen in der Asterias-Blastula, die die Determination für den Gastrulationsbeginn darstellt, eine atypische Beschaffenheit des Blastoderms, so kommt es statt zu der typischen Gastrulation zu der Einwanderung vereinzelter Zellen in das Blastocoel oder zu multiplen Gastrulationen. Nachträgliche Regulationen dieser und ähnlicher atypischer Bildungen finden nicht statt. Es geschieht eben nie mehr und nie anderes, als in der jeweiligen Zellkonstitution determiniert ist. Auf dem einmal eingeschlagenen atypischen Wege wird beharrt und alles Geschehene hat dauernde Geltung. In dem sich Entwickelnden selbst liegt keine Freiheit.

Aus isolierten Blastomeren gehen dann Ganzbildungen hervor, wenn die Isolation der Aufhebung des sekundären Faktorenkomplexes gleichkommt, also in den isolierten Blastomeren der primäre Faktorenkomplex wieder allein zur Wirkung kommt, und inäquale Teilungen die eiproportionale Substanzanordnung in den Blastomeren noch nicht gestört haben. Durch die Isolation werden die Blastomeren ihrer Sondereigenschaften als Teilgebilde beraubt, ihre Konstitution gleicht völlig der ungeteilter Eier und sie verhalten sich auch wie diese. Für jeden speziellen Fall läßt sich die Grenze genau angeben, innerhalb der Ganzbildungen aus Einzelblastomeren hervorgehen müssen. In entsprechender Weise liefern Blastodermstücke von Coeloblastulen Ganzbildungen, wenn bei dem Wundverschluß die Zellen so gleiten, daß die typische Größenordnung und Größendifferenz wiederhergestellt wird. Der typische Effekt wird nur auf typischem Wege bei Wahrung der typischen Proportionalität erreicht. Die Ausrundung der isolierten Einzelblastomeren und das oft durch Zufälligkeiten gestörte Zellgleiten in den isolierten Blastodermstücken geschieht durch einfache physikalische Faktoren. Das sich Entwickelnde selbst leistet keine äquifinalen Regulationen atypischer Bildungen, sondern verläßt in den Proportionen die Grenzen des Typischen nie. Hinsichtlich des absoluten Volumens besteht für den Typus einiger Spielraum; auch in der Natur sind die Eier einer Art nicht alle gleich groß.

Einheitsbildungen aus mehr als einem Ei setzen voraus, daß sich die Eier so zu einem Zellverband zusammenschließen lassen, daß unter Wahrung der relativen Proportionalität den einzelnen Ganzeiern der sekundäre Faktorenkomplex typischer Stadien ihrer Art künstlich aufgeprägt wird. Auch hier können im voraus die Grenzen des Möglichen jeweils namhaft gemacht werden. Aus einer in den Proportionen atypischen Zusammenlagerung oder Verschmelzung geht nie eine typische Einheitsbildung hervor. Das absolute Volumen kann auch hier schwanken.

Wir sind bei der Untersuchung der Formbildung in der frühen Ontogenesis zu wesentlich anderen Ergebnissen gelangt als DRIESCH.

Es ist uns kein Geschehen begegnet, das die Kennzeichen der Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme zeigt. Wir kennen kein Entwicklungsstadium, in dem so, wie es da ist, alles Einzelne gleich befähigt zu der Bildung eines harmonischen Ganzen wäre. Immer ist vielmehr jeder Teil für sich als solcher bestimmt und das Ganze die Resultante der Einzelereignisse.

Statt als Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme stellt sich uns die frühe Ontogenesis als in sukzessiven Akten determiniertes Geschehen dar.

Die Einsicht, die wir in das Getriebe der die Aufteilung des Eies beherrschenden Determination gewonnen haben, fordert, daß statt von der Harmonie des Ganzen von der Resultante der Einzelereignisse gesprochen wird. Nicht Regulation auf ein typisches Ende hin kommt vor, sondern jedes Stadium ist an seine Geschichte gebunden. An die Stelle der Äquifinalität tritt die Besonderheit jedes Geschehens gemäß der besonderen Konstitution des Ausgangsstadiums. Angesichts der Einsinnigkeit der Determination der organischen Gestaltungen erübrigt es sich von Zielstrebigkeit zu sprechen.

Das Spezifische jeder organischen Gestaltung liegt nicht in ihrem Ziel, sondern in ihrer einsinnigen Bestimmtheit.

Es waltet keine elementare Entelechie, die Determination geschieht vielmehr durch komplexe Komponenten von analysierbaren Einzelfaktoren.

Die Analysis der Ontogenesis, besonders ihrer ersten Phase der Furchung, gibt uns keinen Anlaß von einer besonderen Wesenheit des Lebens, von seiner Autonomie zu sprechen. Wir haben den von Driesch auf Grund der Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme proklamierten Vitalismus widerlegt, indem wir zeigten, daß solches Geschehen in der Morphogenesis nicht vorkommt.

Die als möglich erkannte Analysis der organischen Gestaltungen beschränkt sich nicht auf die Furchung. Sie findet lohnende Aufgaben, die sich zugleich als wertvolle Bestätigungen des schon Erkannten erweisen, in der Erforschung der Zellbewegungen am Ende der Furchung, der Formierung der Organanlagen, ihrer histogenetischen Differenzierung, der mit den Organfunktionen einhergehenden Morphogenesen, der als sekundäre Regulationen bezeichneten scheinbar atypischen Geschehnisse, der Seneszenz und des Todes. Die vollständige Determination von dem Ei bis zu dem natürlichen Tode ist der mechanistischen Betrachtungsweise zugänglich. Zugleich erhebt sich die Forderung über die Grenzen des Individuums hinaus, über die Keimzellen zurück in die antezedenten Generationen zu schreiten, endlich der Determination bis zu ihrer Entstehung nachzugehen.

Von alldem wird anderen Ortes zu handeln sein. Nur noch auf die von Driesch ebenfalls als Differenzierung harmonisch-

äquipotentieller Systeme angesehenen Restitutionen der im Zustande typischer Ausbildung durch Entnahme von Teilen gestörten Organisation sei kurz eingegangen.

Die Bildung des Hydranthen aus einem beliebigen Abschnitt des Stieles der Tubularia, die Umbildung eines Körperstückes von Hydra, Planaria oder Clavelina zu einem ganzen kleinen Tiere gehören hierher. Nach DRIESCH handelt es sich um Fälle, wo ein Teil eines Organismus, der eben als Teil einer Organisation bereits eine typische Entwicklung durchlaufen hat, noch einmal auf atypischem Wege die Bildung eines Ganzen zu leisten vermag. In den Zweck der Erreichung des konstanten Zieles werden die variablen formbildenden Mittel gestellt. Die harmonischen Regulationen kommen durch äquifinale Prozesse zustande.

Über den Verlauf der theoretisch überaus hoch bewerteten Vorgänge im einzelnen erfahren wir sehr wenig. DRIESCH, der von Clavelina sagt: „ein besseres Beispiel eines harmonisch-äquipotentiellen Systems können wir in der Tat kaum ersinnen", äußert sich darüber sehr zurückhaltend. Bei anderen Autoren nehmen die Vorstellungen über die „regulativen Reduktionen" bestimmtere Formen an. Sie sollen sich als „umkehrbare Entwicklung" abspielen. Die histogenetisch typisch differenzierten Zellen dedifferenzieren sich. Nach dieser Verjüngung ordnen sie sich in zielstrebiger Weise um. Schließlich entsteht durch Redifferenzierung der dedifferenzierten und umgeordneten Zellen die erneute und vollständige Organisation.

Mit histologischen Untersuchungen verbundene Experimente an Clavelina weisen die Haltlosigkeit aller dieser Behauptungen nach. Es kommt weder eine rückläufige Entwicklung dem allgemeinen Verlaufe nach noch eine Dedifferenzierung in dem Sinne einer Verjüngung der Zellen vor. Bei der Reduktion von Stücken des Körpers und des Stolos und von ganzen Tieren wird die aus histogenetisch differenzierten Geweben bestehende Organisation vollständig zerstört, indem die Gewebe auf dem Umwege der Phagozytose oder geradewegs der histolytischen Degeneration verfallen. Gelegentlich der Destruktion des Differenzierten werden besondere, bei der typischen Ontogenesis in jedem Keimblatt indifferent gebliebene Zellkomplexe von ihren Nachbarschaftswirkungen befreit und ihnen die bisher aufgehaltene Weiterentwicklung ermöglicht. Es kommt zu der Bildung einer typischen Knospenanlage aus drei in sich indifferenten Zellschichten, die in durchaus typischer Entwicklung die Bildung der neuen Clavelina leisten.

In theoretischer Hinsicht ist die Erkenntnis von höchster Bedeutung, daß, was auch geschieht, die Vorgänge sich durchaus in den Grenzen des Typischen halten, also der Organismus nie mehr oder anderes leistet als seine ursprüngliche Determination in sich begreift.

Daß bei den Umbildungen der Clavelina und sich ähnlich verhaltender Formen keine äquifinalen Regulationen statthaben,

sondern nur typisches, einsinnig determiniertes Geschehen vorkommt, läßt es fraglich erscheinen, ob man mit Recht in bezug darauf von der Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme sprechen darf. Jedenfalls kann weder die ganze Clavelina, noch ihre Körperabschnitte, noch der Stolo als harmonisch-äquipotentielles System gelten. Nur die Knospenanlage mit ihren drei Schichten könnte als eine Dreiheit solcher Systeme in Betracht kommen. Wir werden uns aber hüten, aus einer solchen Annahme irgendwelche Schlüsse zugunsten der Autonomie des Lebens zu ziehen. Allerdings sind wir augenblicklich nicht in der Lage, den Determinationskomplex der Clavelina-Knospung restlos in seine Einzelfaktoren aufzulösen. Nachdem wir aber eben für die Entwicklung aus dem Ei die Möglichkeit der Analysis in mechanistischem Sinne gezeigt haben, werden wir uns kaum dazu herbeilassen, für die Entwicklung aus der Knospe eine prinzipiell andere Betrachtungsweise anzuwenden. Die Überwindung der der Analysis vorläufig im Wege stehenden Schwierigkeiten darf vielmehr als eine reizvolle Aufgabe der Entwicklungsmechanik gelten.

Drieschs Beweis der Autonomie des Lebens ist negativ. Er läßt das Rätsel der Formbildung ungelöst. Gerade aus der Unmöglichkeit, die organischen Gestaltungen in zusammenwirkende, einzelne Faktoren aufzulösen, soll das besondere Wesen des Lebens erkannt werden. Nach einer solchen Erkenntnis erübrigt sich eigentlich die weitere Forschung.

Unser Gegenbeweis ist positiv. Er schreitet sogleich zu der als möglich erkannten Auflösbarkeit der Vitalkomplexe in die Singulärfaktoren und stellt der Forschung die Aufgabe, die Analysis weiter und restlos durchzuführen.

Der Mechanismus gibt dem Forscher, was ihm der Vitalismus nimmt, was er aber haben muß: die Möglichkeit der Arbeit.

Nachwort: In dem vorstehenden kurzen Referate eines zusammenfassenden Vortrages konnte auf alles nur andeutend und auf manches Wesentliche gar nicht eingegangen werden. Näheres über die Theorien von H. Driesch, die ich trotz meines durchaus ablehnenden Standpunktes für die in jeder Hinsicht durchgebildetsten der gegenwärtigen Biologie halte, ist aus seinen Werken, am bequemsten aus: Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre, Leipzig 1905, und Philosophie des Organischen, 2 Bände, Leipzig 1909, zu ersehen. Eine Auseinandersetzung mit seinen einschlägigen speziellen Arbeiten findet sich in dem vierten Teile meines Versuches einer zytologischen Analysis der Entwicklungsvorgänge (in: Zool. Jahrb., Abt. f. Phys., 1914, Bd. XXXV). Ebenda ist meine Auffassung der ontogenetischen Determination entwickelt. Meine Untersuchungen sind in dem ersten bis dritten Teile (in: Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., 1912–14, Bd. XXXIV, XXXV, XXXVII) mitgeteilt.

Über Clavelina findet sich ein Bericht in den Verh. der Deutschen Zool. Ges. auf der 24. Jahresversammlung zu Freiburg i. Br., 1914. In allgemeinerem Zusammenhange und vollständiger im Hinblick auf Methodik, Tatsachen und Theorie behandle ich die hier berührten Probleme in zwei größeren Publikationen, die sich mit den biologischen Theorien in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts und der Entwicklungsmechanik in ihrem Verhältnis zur Deszendenztheorie befassen.

III.

Sitzung vom 10. Juli 1914.

Salzwässer und Salzfaunen.

Von **Erwin Hirsch.**

Hydrobiologische Forschungen in Salzgewässern haben bisher nur faunistische Resultate gezeitigt. ohne daß ein tiefergehendes Verständnis der Probleme, die sich hieran knüpfen, angebahnt worden ist. Es soll der Versuch gemacht werden, an der Hand einiger Tatsachen, Grundlagen zu schaffen, die vielleicht eine andere Betrachtungsweise ermöglichen können.

Es sollen nur binnenländische Salzgewässer behandelt werden, die als natürliche Salzwässer in Sprudeln, Heilquellen usw. auftreten, oder die durch Abflußlosigkeit größerer Gebietsteile zustande kommen. Diese beiden Typen führen hinsichtlich ihrer Salzführung zu dem entgegengesetzten Verhalten. Bäche, die aus Sprudeln oder Salzquellen abgeleitet werden und meist einen verhältnismäßig hohen Salzgehalt haben, zeigen in ihrem Lauf von der Quelle bis zur Mündung eine Abnahme des Salzgehaltes — vorausgesetzt die Aufnahme anderer, reiner Süßwasserbäche — abflußlose Gebiete bedingen eine stromabwärts gerichtete Steigerung des Salzgehaltes.

Wesentlich komplizierter liegen die Verhältnisse in Flüssen mit einer künstlichen Versalzung durch Bergwerksabwässer. Bei ihnen erfolgt die Versalzung, wenn mehrere Bergwerke an einem Fluß liegen, schrittweise, mit langsamem Abfall der Versalzung von einem Versalzungsherd bis zum anderen.

Entsprechend der verschiedenen Entstehung der Versalzung findet sich auch eine verschiedene Zusammensetzung der mitgeführten Salze. Als Hauptbestandteile aller Versalzungen, auch

des reinen Quellwassers und des Trinkwassers, kommen in Betracht: Na, K, Ca und Mg, ferner Cl, (SO_4) und (NO_3). Lokale Verhältnisse bedingen Hinzutritt von anderen Bestandteilen, z. B. Fe, Mn und CO_2.

Bei der Beurteilung der Versalzung wird gewöhnlich der Cl-Gehalt eines Gewässers in der Hauptsache angegeben. Man übersieht dabei, daß der Cl-Gehalt keinen Rückschluss auf die Höhe der Versalzung gestattet, nur im Meerwasser steht er in unmittelbarer Beziehung zum Gesamtsalzgehalt. Der Cl-Gehalt beträgt im Mansfelder See $^1/_4$ der gesamten Versalzung, in den Abwässern eines Kaliwerkes bei Salzungen etwa $^1/_2$, in einem Flüßchen in Westfalen, der Werse, einmal $^1/_5$ und ein anderes Mal $^1/_{19}$ des Gesamtsalzgehaltes. Die fast ausschließliche Berücksichtigung des Cl-Gehaltes läßt sich auch nicht dadurch rechtfertigen, daß das Cl der schädlichste Bestandteil der Versalzung ist, wie später gezeigt wird.

Ebensowenig brauchbar erscheinen die Angaben der Härte oder die Berechnungen des Gehaltes an Mg und Ca, da dabei die übrigen Komponenten der Versalzung unberücksichtigt bleiben. Ebenso unrichtig ist es, den gesamten Cl-Gehalt auf NaCl umzurechnen, einmal weil nicht überall das NaCl überwiegt und dann, weil es meist nach den vorhandenen Analysen gar nicht in der Stärke vorkommt, die dafür berechnet wird.

Abgesehen von den Schwankungen in der Zusammensetzung der Versalzung treten in binnenländischen Salzgewässern besonders Schwankungen in der Gesamtversalzung auf. Diese macht man zum Ausgangspunkt der Beurteilung und gruppiert die in Salzgewässern vorkommenden Tiere danach, als Tiere, die große Schwankungen vertragen können: euryhaline, und solche, die nur kleine Schwankungen aushalten, stenohaline. Ferner unterscheidet man: Haloxene, Süßwasserformen, die nur gelegentlich in Salzgewässer übertreten, Halophile, ebenfalls Süßwasserformen, die häufiger in Salzwasser vorkommen und dort sogar eine Massenentwicklung nehmen können und Halobien, typische Salztiere, die geradezu eine Versalzung anzeigen.

Zur Grundlage der Beurteilung solcher faunistischer Angaben müßte man die Feststellung machen, wieviel Salz die Süßwasserorganismen überhaupt vertragen. Aus den Resultaten einer Arbeit, die gerade diese Frage als Hauptproblem gewählt hatte, lassen sich die höchsten erträglichen Konzentrationen verschiedener Salze ableiten. Dabei sind die Salze so gewählt, daß die im

Wasser hauptsächlich vorkommenden Elemente und Säuregruppen in verschiedener Kombination geprüft werden können. Dabei ergibt sich, daß große Unterschiede in der Wirkungsweise der einzelnen Metalle bestehen, ferner, daß es ziemlich gleichgültig ist, ob ein Salz als Chlorid oder als Sulfat vorkommt, während (NO_3) die Schädlichkeit ungefähr verdoppelt.

Die Resultate dieser Arbeit müssen aber eingeschränkt werden, da es sich hier um Lösungen reiner Salze handelt, und da verschiedene Beobachtungen den Gedanken aufkommen lassen müssen, daß Mischungen von Salzen ganz andere Grenzen für die Schädlichkeit ziehen. Am deutlichsten tritt das bei Meerestieren hervor, die nicht in der reinen Lösung eines Salzes leben können, das in der Konzentration gegeben wird, wie es im Meerwasser vorkommt. Umgekehrt konnte man längere Lebensdauer bei Süßwassertieren erzielen, wenn man zu der Lösung eines Salzes noch bestimmte Mengen eines anderen Salzes zugab, am besten in einer der molekularen Zusammensetzung des Meerwassers entsprechenden Mischung. Diese Tatsachen führen zu dem Ergebnis, daß man das Meerwasser in seiner Zusammensetzung als in sich entgiftete Lösung verschiedener Salze betrachten kann. Im reinen Süßwasser braucht diese Entgiftung nicht erreicht zu sein, weil hier sich die Versalzung in so geringen Grenzen hält, daß die einzelnen Bestandteile noch keine schädliche Wirkung ausüben.

Hinsichtlich der binnenländischen Salzgewässer wird daher die Meinung vertreten, daß in diesen die Salze *entweder* in bestimmter Weise *entgiftet* sind, *oder ein Salz einen nicht entgifteten Überschuß* aufweist; dieser Überschuß ist entweder klein oder er wird so groß, daß die gesamte *Versalzung* einen *einseitigen Ausdruck* bekommt, z. B. in „reinen Kochsalzquellen". Dem entsprechend werden sich *in entgifteten Salzwässern Schädigungen der Fauna verhältnismäßig spät — d. h. bei höherer Konzentration —* bemerkbar machen, *bei einer einseitigen Versalzung* werden sich nur *weniger Tierarten* vorfinden, ja die Fauna kann sich auf weniger Arten beschränken, so daß wir *parallel mit einseitiger Versalzung* vielleicht von *einseitig entwickelter Fauna* sprechen können. Als Grundlage zur Nachprüfung dieser Meinung müssen Gesamtanalysen herangezogen werden, aus denen sich berechnen läßt, in welchem Verhältnis die einzelnen Elemente zu einander vorkommen. Dafür, daß einem Wechsel in der Zusammensetzung des Salzes auch ein Wechsel in der Zusammen-

setzung der Fauna folgt, bietet der Mansfelder See ein Beispiel. ZACHARIAS und andere Forscher betrachteten seinerzeit den See zwar als einen Salzsee, sagen aber, die Fauna sei eine typische Süßwasserfauna. Im Jahre 1913 wurde der See von neuem untersucht. In der Zwischenzeit hatte sich die Zusammensetzung seines Salzgehaltes durch eine Katastrophe wesentlich geändert, sein Gesamtsalzgehalt war dabei von 0,3 % auf 0,1 % gesunken, und von den neun Rotatorienarten, die ZACHARIAS beschrieben hatte, fand sich kein Vertreter wieder.

Ein anderer Gesichtspunkt zur Beurteilung des verschiedenen Vorkommens von Süßwasserorganismen im Salzwasser muß in ihrer verschiedenen physiologischen Fähigkeit gesucht werden. Es wären hier die Untersuchungen über Homoiosmose und Poikilosmose zu berücksichtigen, aus denen man zur Beurteilung der faunistischen Ergebnisse ableiten kann, daß homoiosmotische Tiere, die die Fähigkeit besitzen, ihren inneren osmotischen Druck dauernd auf gleicher Höhe zu erhalten, unabhängig von dem osmotischen Druck der Umgebung sind, also in weit höhere Salzkonzentrationen vordringen können, als die poikilosmotischen Tiere, die ihren inneren osmotischen Druck dem jeweiligen Druck der Umgebung anpassen. Bei diesen muß daher eine bestimmte Salzkonzentration das Maximum dessen, dem sie sich anzupassen vermögen, darstellen, die weit unter der Grenze dessen liegt, was für die homoiosmotischen Tiere noch erträglich ist. Daraus lassen sich die Begriffe stenohalin und euryhalin, ferner Haloxen, Halophil und Halobie als der Ausdruck für die verschiedene physiologische Fähigkeit eines bestimmten Organismus erkennen. Tiere, die unter den Halobien zusammengestellt sind, sind meist homoiosmotische Tiere. Die Halophilen vertragen höheren Salzgehalt als die Haloxenen und ähnlich ist es für euryhaline und stenohaline Formen. Es scheinen auch hier weniger die Schwankungen im Salzgehalt bestimmend zu sein, als vielmehr eine gewisse Konzentrationsgrenze des Gesamtsalzgehaltes, die für die euryhalinen Tiere höher ist, als wie für die stenohalinen.

In systematischer Beziehung haben die Untersuchungen von Salzfaunen vielfach zur Aufstellung neuer Arten geführt. Demgegenüber soll auf die Möglichkeit verwiesen werden, daß das Salz imstande zu sein scheint, die Art als solche erheblich aufzulockern, wobei es zu Umbildungen führen kann. Hierüber sollen noch eingehendere Untersuchungen angestellt werden.

Verschiedenheiten in der biologischen Beurteilung eines Salzgewässers lassen sich nun abgesehen von der Zusammensetzung der gesamten Versalzung besser verstehen als bisher, wenn man den gesamten Bezirk eines versalzenen Gewässers, also auch seine unversalzten Teile, einer faunistischen Betrachtung unterzieht, da ja aktiv in ein Salzgewässer nur die Tiere eintreten können, die einen unmittelbaren Zugang dazu haben. Von einem Rückgang in der Zusammensetzung einer Fauna kann man erst dann reden, wenn die Vergleichung einer versalzten Stelle mit einer unversalzenen, die mit dieser kommuniziert, einen Ausfall von Tierformen ergibt.

Wie schon eingangs hervorgehoben, sollen diese Meinungen nur einen Versuch darstellen, Anhaltspunkte zur Beurteilung von Salzgewässern und deren Faunen zu gewähren.

Eine ausführliche Veröffentlichung beabsichtige ich an einer anderen Stelle zu bringen.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.



Mdfd

J

Kstr

clar

duod

P.D

N

ov.dextr

ov.sinistr

E.D

A

pap.urog

Afl

Fig. 1.

Fig. 2

S

Mdg. Ats



Gustav Fischer




J
Kstr
clav
duod
ov. dextr
N
ov. sinistr
E.D
pap. urog
Fig. I.
B.L.r
B.L.l
duod
B.L.l'
duod
Mafl
Mdfl





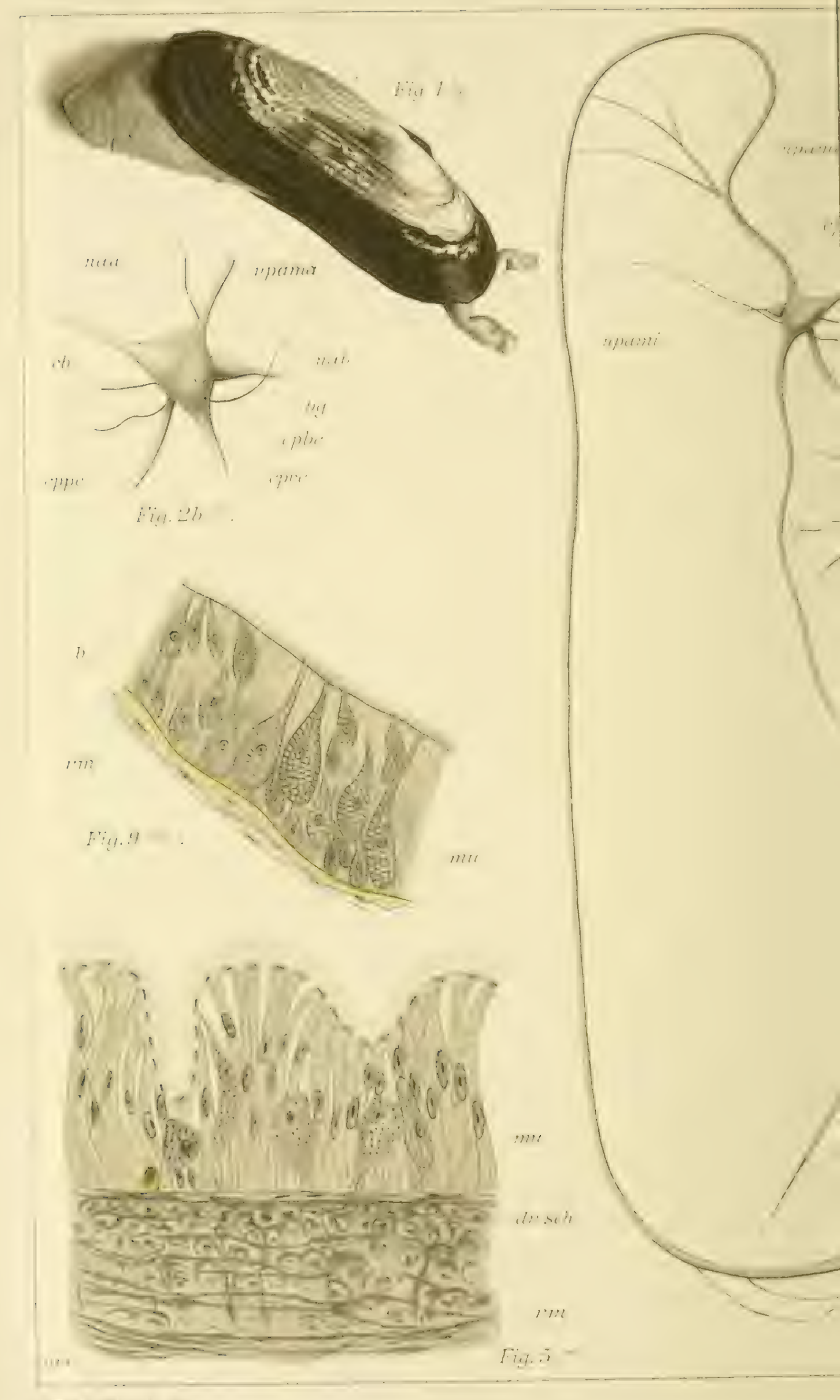


Fig. 1
nta
npama
cb
n.t.
bg
cplbc
cppc
cprc
Fig. 2b
npami
b
rm
Fig. 9
mu
mu
dr.sch
rm
Fig. 5

Fig. 2



Fig. 1

npama

eb

cppe

cplc

Fig. 2b

npami

cpne

Fig. 9

rm

mu

m bdg.

Fig. 8

osphrg

Fig. 5






b
cut
rm
bdr
indr
porg
art
bcart
Fig. 10 (82/1).
Fig. 11
Fig. 14
Fig. 15
Fig. 16
Fig. 17
Fig. 21

bl

huart

22 (25/1).



b cut mu rm b.l.

rm b

Fig. 10 (60/1).

Fig. 11

Fig. 12

Fig. 13

Fig. 14

Fig. 15

bl rm

Fig. 16 (25/1).

bdr

Fig. 17

porg

Fig. 18

bmart

Fig. 19

Fig. 20

Fig. 21

bmart

art

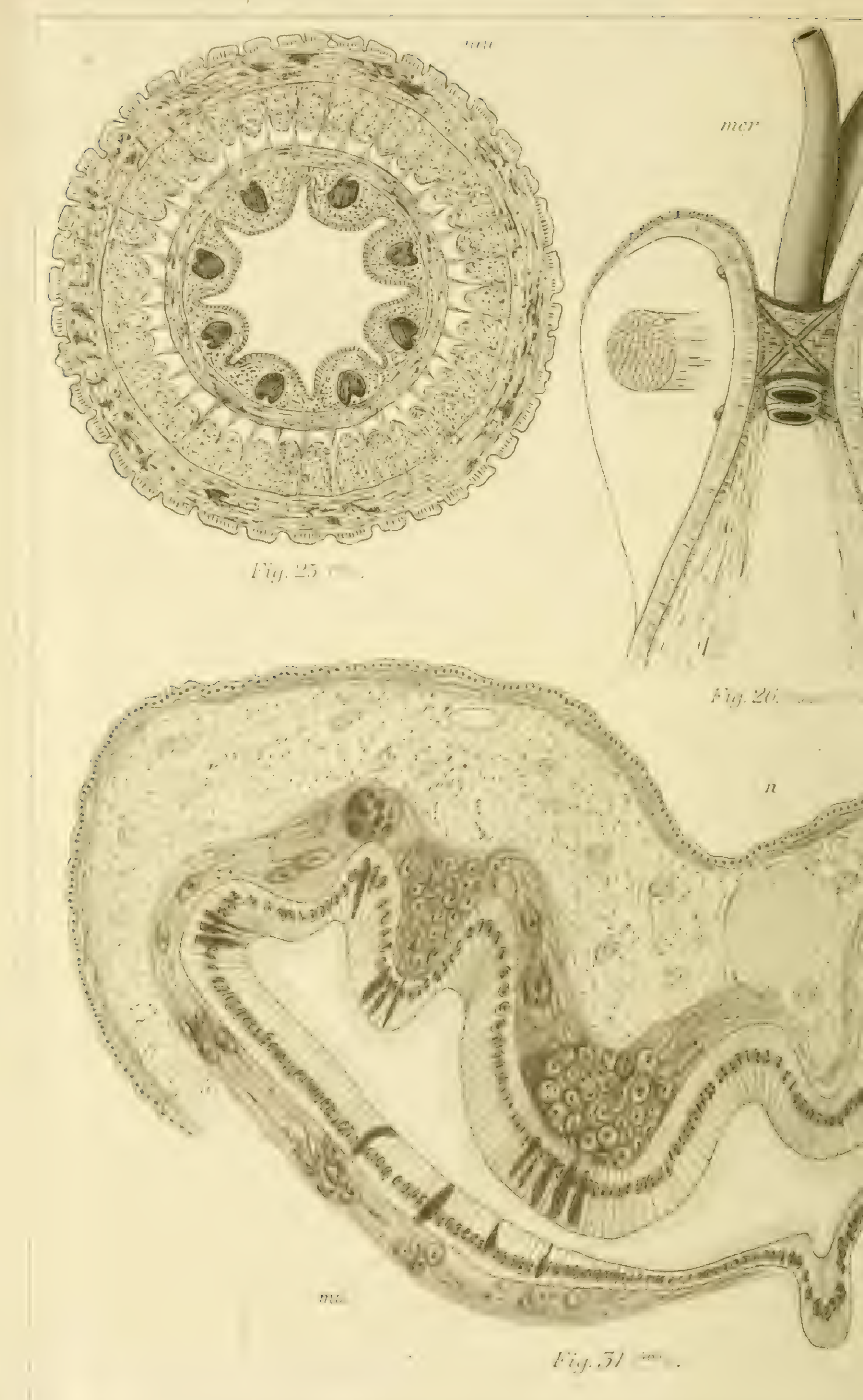
Fig. 22

Fig. 23

Fig. 24

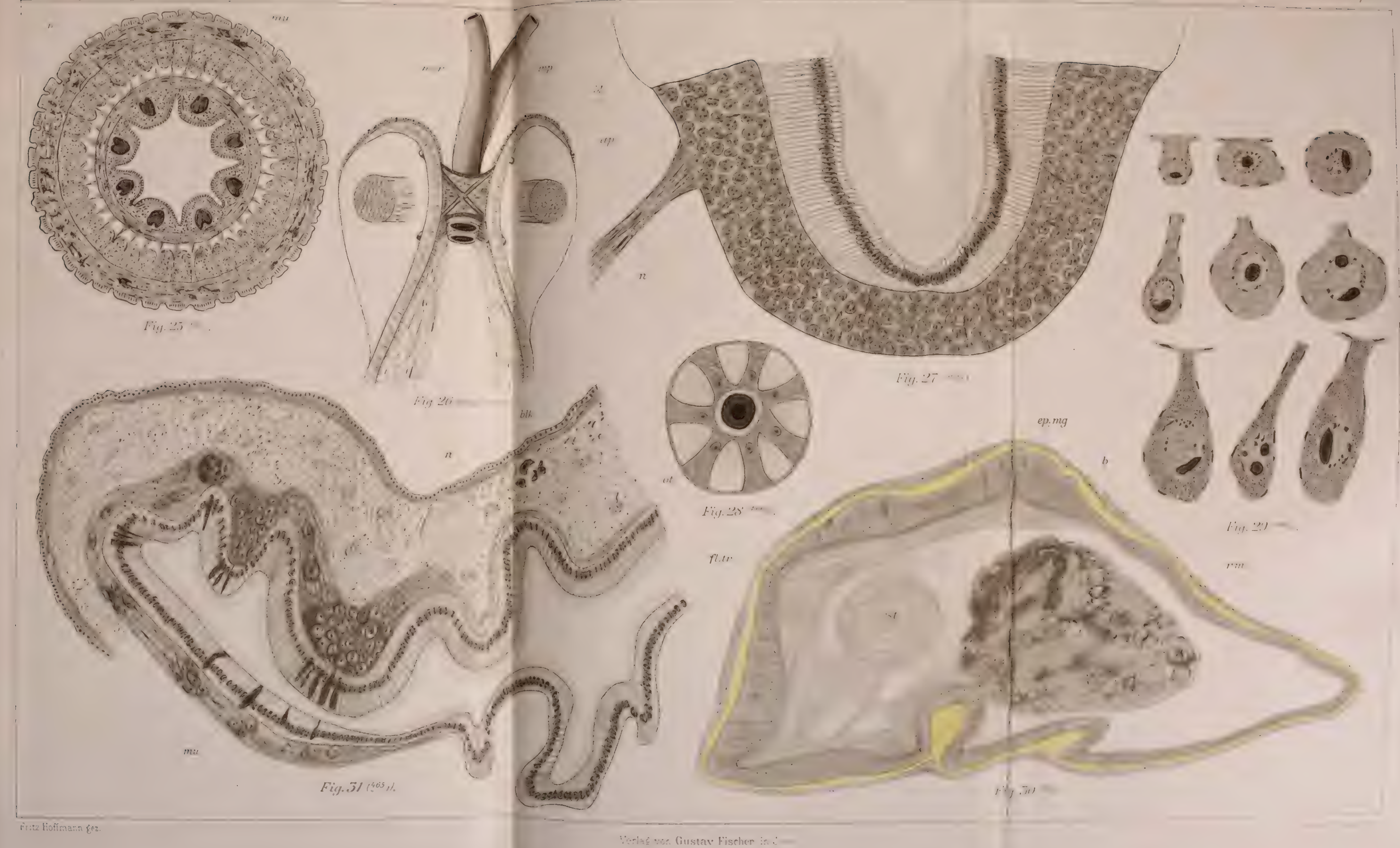





mm
mer
n
mi
Fig. 25
Fig. 26
Fig. 31





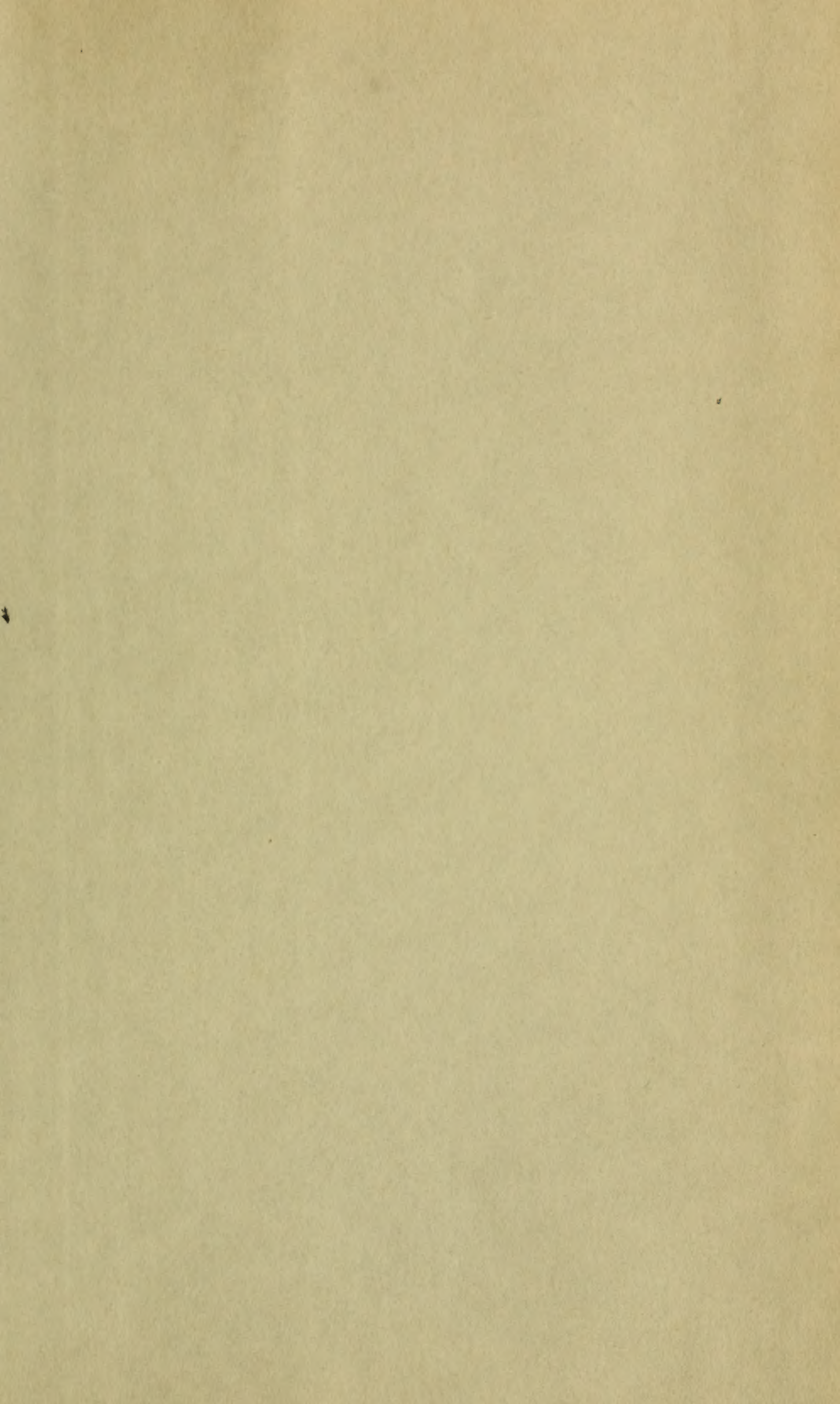


Fritz Hoffmann gez.
Verlag von Gustav Fischer in Jena















SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01355 6147